Caldasia 26(1) 2004: 1-35

CARACTERÍSTICAS MICROMORFOLÓGICAS Y ANATÓMICAS DE LA ESPIGUILLA Y EL ANTECIO SUPERIOR DEL GÉNERO *DIGITARIA* (POACEAE: PANICOIDEAE: PANICEAE) [1]

Micromorphological and anatomical features of the spikelet and the upper anthecium of the genus *Digitaria* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae)

DIEGO GIRALDO-CAÑAS

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá D. C., Colombia. dagiraldoc@unal.edu.co

RESUMEN

Se estudiaron, mediante el uso de microscopía óptica y electrónica de barrido (MEB), las características micromorfológicas y anatómicas de la espiguilla y el antecio superior del género *Digitaria*. Se indagó la forma, el color, la textura, el ornamento y la porción de germinación, así como el tipo de papilas, los cuerpos de sílice, los macropelos unicelulares, los micropelos unicelulares, las asperezas, la forma de las células epidérmicas y el tipo de aparatos estomáticos. Así, se determinaron cuatro tipos de macropelos para la espiguilla; mientras que para el antecio superior se determinaron dos tipos de micropelos bicelulares, tres tipos de células largas epidérmicas y dos tipos de papilas. Por otra parte, en todas las especies se observaron aparatos estomáticos en los antecios superiores. Se registra por primera vez para el género *Digitaria* la presencia de espiguillas trifloras, situación observada en las especies *Digitaria dioica* y *Digitaria nuda*. Asimismo, se adiciona un nuevo tipo de espiguillas trifloras para la tribu Paniceae (*Digitaria dioica*). Se pudo establecer que las características del ornamento son muy valiosas a nivel específico, pues permiten, en la mayoría de los casos, una delimitación de las especies, dada la amplia variación y combinación de caracteres. Es por esto que los caracteres micromorfológicos y anatómicos ofrecidos por las especies de *Digitaria*, pueden constituir una información muy valiosa a nivel filogenético. Finalmente, es necesario estudiar todas las especies del género para así documentar y caracterizar toda la variación micromorfológica y anatómica, con lo que se podría establecer con mayor precisión qué caracteres podrían servir como "marcadores" filogenéticos en el género. También se hace necesario un estudio ontogenético para esclarecer la real naturaleza de los aguijones, los ganchos y los macropelos, para así determinar si corresponden realmente a estructuras diferentes o simplemente a trayectorias de desarrollo de una estructura en particular.

Palabras clave. *Digitaria*, Poaceae, Paniceae, Espiguilla, Antecio superior, Micromorfología y anatomía de gramíneas.

[1] Contribución derivada del proyecto "Estudios sistemáticos en gramíneas de Colombia: Parte I.", código 803674, financiado por la División de Investigación DIB, Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.

ABSTRACT

Based on SEM microphotographs and optical microscopy, some anatomical features of the spikelet and upper anthecium of the genus *Digitaria* were analized. The form, colour, texture, ornamentation, and the germination lid of the upper anthecium were studied. The presence and type of papillae, bicellular microhairs, unicellular macrohairs, silica bodies, prickles and hooks, stomata, and form of epidermic cells were investigated. Thus, four types of macrohairs for the spikelet were identified; while for the upper anthecium, two types of bicellular microhairs, three types of epidermal long cells, and two types of papillae were observed. On the other hand, the upper anthecium in all species shows stomata. The phenomenon of 3-flowered spikelets is recorded for the first time for the genus *Digitaria* and it was verified in two species: *Digitaria dioica* and *Digitaria nuda*. Too, a new type of 3-flowered spikelets is recorded for the tribe Paniceae (*Digitaria dioica*). The analysis suggests that micromorphological and anatomical characters have the potential to serve as phylogenetic markers at the specific level.

Key words. *Digitaria*, Poaceae, Paniceae, Spikelet, Upper anthecium, Micromorphology and anatomy of grasses.

INTRODUCCIÓN

Las Paniceae, por lo general, se caracterizan por poseer espiguillas bifloras, acrótonas, sin extensión de la raquilla por encima del antecio superior, con las glumas y la lema inferior membranáceas y la lema y la pálea superiores variando de membranáceas a crustáceas. En esta tribu, normalmente, la flor inferior es estaminada o neutra y la superior es perfecta (Cialdella & Vega 1996). El análisis de las espiguillas en varios géneros de esta tribu ha permitido observar variaciones respecto al plan básico previamente descrito en cuanto al número de flores que componen las espiguillas, la presencia o la ausencia de extensión de la raquilla, la sexualidad de las flores y el número y la consistencia de las brácteas (véase Cialdella & Vega 1996). En la espiguilla está el antecio o los antecios, y éste se define como la casilla floral formada por la lema y la pálea, dentro de la cual se halla una única flor (McClure & Soderstrom 1972) y su función consiste en proteger la flor y fundamentalmente la formación de la cariopsis (Cialdella & Vega 1996). El antecio es diferente de la flor de las gramíneas, la cual consta de los órganos sexuales y de un perianto rudimentario, las glumélulas (lodículas). Por lo tanto, el término "antecio" no incluye la flor (McClure & Soderstrom 1972) y éste ha sido destacado como una de las estructuras más importantes a nivel genérico y específico en la tribu Paniceae.

El género *Digitaria* Haller pertenece a la tribu Paniceae de la subfamilia Panicoideae y comprende 170-330 especies que están distribuidas, en su mayoría, en regiones tropicales y subtropicales, con algunas especies en regiones templadas de ambos hemisferios (Veldkamp 1973, Clayton & Renvoize 1986, Nicora & Rúgolo de Agrasar 1987, Watson & Dallwitz 1992, Renvoize 1998, Vega & Rúgolo de Agrasar 2002a, 2002b). *Digitaria* es reconocido como uno de los géneros más difíciles de la tribu Paniceae y la dificultad taxonómica radica en su gran número de especies, su amplia distribución geográfica, su complejidad de caracteres y su pobre conocimiento de las relaciones entre las especies (Webster 1983, Webster & Hatch 1990).

Recientemente se confirmó la monofilia de *Digitaria* con base en análisis morfologico-anatómicos (Filgueiras *et al*. 2001) y moleculares (Duvall *et al*. 2001, Giussani *et al*. 2001). Duvall *et al*. (2001) y Giussani *et al*. (2001) comentan que *Digitaria* es uno de los géneros derivados dentro de la tribu Paniceae, a diferencia de lo expuesto por Clayton & Renvoize (1986), quienes lo ubicaron como uno de los géneros más basales dentro de la tribu. Según Duvall *et al*. (2001) y Giussani *et al*. (2001), la monofilia de *Digitaria* está soportada por un valor de "*bootstrap*" igual al 96 y 100%, respectivamente. Con base en estos estudios moleculares, *Digitaria* se comporta como el género hermano del clado *Echinochloa, Panicum ovuliferum, Acroceras, Oplismenus, Pseudechinolaena, Lasiacis, Sacciolepis, Panicum millegrana, Panicum* sect. *Dichanthelium, Panicum subgen. Panicum, Urochloa* y *Setaria* (véase Giussani *et al*. 2001), mientras que con los estudios morfologico-anatómicos, éste se comporta como el género hermano del clado *Leptocoryphium-Anthaenantia* (Filgueiras *et al*. 2001).

Las inflorescencias de *Digitaria* están formadas por uno o varios racimos espiciformes, los cuales se disponen en verticilos o en forma alterna a lo largo de un eje principal. Esos racimos poseen espiguillas comprimidas dorsiventralmente, binadas, en tríades, en tétradas o en grupos de cinco y, a veces, aparecen solitarias, cuya gluma inferior, generalmente reducida, se dispone en forma externa con respecto al raquis del racimo. Además, este género se caracteriza por presentar la lema superior cartilagínea, glabra y con los bordes membranáceos, generalmente hialinos y plegados sobre la pálea superior.

Este aporte pretende contribuir al conocimiento de la micromorfología y la anatomía de la espiguilla y el antecio superior de *Digitaria* y de la tribu Paniceae, toda vez que este género no ha sido abordado desde estos puntos de vista a pesar de ser uno de los más importantes en dicha tribu.

MATERIALES Y MÉTODOS

Estudios exomorfológicos

Se estudiaron numerosos ejemplares representantes de 18 especies y cinco secciones de *Digitaria* (véase el Anexo 1). Las técnicas utilizadas corresponden a las clásicas en taxonomía vegetal. La terminología sexológica de las plantas está basada en Cocucci (1980), mientras que para la definición de antecio se sigue a McClure & Soderstrom (1972) y Zuloaga & Soderstrom (1985). Por su parte, la terminología de las estructuras morfológicas planas y tridimensionales está basada en los términos propuestos por Font Quer (1993), excepto en lo que tiene que ver con los términos "panoja" (= paniculodio *sensu* Rua, 1999; panícula *sensu* Font Quer, 1993) y "espiguilla" (= florescencia *sensu* Rua 1999, espícula *sensu* Font Quer 1993), siguiéndose en este caso a Vegetti & Pensiero (1993), ya que éstas son las formas adoptadas en la agrostología moderna.

Se sigue a Rúgolo de Agrasar (1974) para la delimitación infragenérica de *Digitaria*, pues considera unas secciones más naturales, con excepción de *Digitaria* sect. *Phaeotrichae* Rúgolo, siguiéndose en este caso a Killeen & Rúgolo de Agrasar (1992), quienes retoman *Digitaria* sect. *Calvulae* (Stapf) Henrard.

Estudios micromorfológicos y anatómicos de la espiguilla y el antecio superior

Se estudiaron el ornamento y la anatomía de la epidermis de las glumas, de la lema inferior y de la lema y la pálea superiores (antecio superior) por medio del microscopio electrónico de barrido (MEB) y del

microscopio óptico, lo que permitió comparar el tipo de estructuras presentes en las especies de *Digitaria*. Este método ha sido utilizado con frecuencia en los últimos años en la tribu Paniceae, revelando importantes datos para la clasificación dentro de la tribu y a nivel subgenérico (Hsu 1965, Clark & Gould 1975, Rost & Simper 1975, Johnston & Watson 1981, Shaw & Smeins 1979, 1981, Shaw & Webster 1983, Renvoize & Zuloaga 1984, Zuloaga & Soderstrom 1985, Thompson & Estes 1986, Zuloaga 1985, 1987a, 1987b, Zuloaga *et al.* 1986, 1987, 1989, 1992, 1998, Arriaga 1987, Webster 1992, Zuloaga & Sendulsky 1988, Morrone & Zuloaga 1991a, 1991b, 1992, Filgueiras *et al.* 1993a, 1993b, 2001, Morrone *et al.* 1993, 1996, 1998, Cialdella *et al.* 1995, Zuloaga & Morrone 1996, Giraldo-Cañas 2000, 2001a, 2002a, 2002b, 2003a, Costea & Tardif 2002). Por otra parte, la micromorfología ofrece nueva y trascendental información para la filogenia de las angiospermas (véase Thorne 1992).

La morfología y el ornamento del antecio superior fueron destacados como dos de los caracteres más importantes a nivel genérico entre las Paniceae, pues éstos sirven para establecer relaciones inter e infragenéricas en esta tribu (véanse Chase 1911, Hsu 1965, Zuloaga & Soderstrom 1985 y Webster 1988, 1992). No obstante, nunca se había abordado el estudio del ornamento del antecio superior del género *Digitaria*, a pesar de ser éste el tercero en número de especies de la tribu Paniceae.

Se sigue a Ellis (1979) para la terminología de las estructuras anatómicas, excepto en lo que tiene que ver con los microfitolitos (cuerpos de sílice), siguiéndose en este caso a Zucol (1996, 1998, 2000) y para referirse en forma conjunta a los aguijones y ganchos, se empleó el término "*asperezas*" según el criterio sustentado por Aliscioni & Arriaga (1998), puesto que la distinción entre estas dos estructuras es arbitraria (Snow 1996). Además, Metcalfe (1960) sugirió que los aguijones son homólogos a los ganchos.

Microscopía electrónica de barrido (MEB)

Las muestras de las espiguillas y de los antecios superiores para las observaciones con el microscopio electrónico de barrido, se obtuvieron de material seco de herbario. Éstas se sometieron a una limpieza previa a la metalización con xileno y ultrasonido por espacio de 15 minutos, esto con el fin de remover ceras e impurezas (Dávila & Clark 1990); luego se secaron a temperatura ambiente por espacio de ocho horas. Posteriormente, se metalizaron con una lluvia de oro en un metalizador Fisons-Polaron, modelo SC-500. Las observaciones se realizaron en un microscopio ambiental electrónico de barrido Philips XL30-ESEM, perteneciente al Instituto de Investigación e Información Geocientífica, Minero, Ambiental y Nuclear "INGEOMINAS" de la ciudad de Bogotá.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Caracteres generales

Espiguilla. Las espiguillas son bifloras, aunque funcionalmente unifloras, pues la flor inferior está representada únicamente por la lema inferior y, en algunos casos por la pálea inferior y a menudo se observan una o dos lodículas. Éstas están dispuestas en dos hileras alternas sobre dos lados del raquis y son comprimidas dorsiventralmente, y su forma puede variar desde lanceolada, elíptica hasta ovada, y su porción distal puede ser aguda o acuminada (Fig. 1 y 2). Las espiguillas pueden ser glabras, glabrescentes o pilosas, situación en la cual el indumento puede ser muy variable, tanto en densidad, distribución y tipo de pelos, por lo que esta característica tiene mucha importancia taxonómica para

separar especies y/o grupos de especies. Más adelante se hablará en detalle acerca de la naturaleza del indumento y de los tipos de pelo. El tamaño de las espiguillas también varía considerablemente, encontrándose las más pequeñas en *Digitaria* sect. *Ischaemum* Ohwi y *Digitaria* sect. *Ternatae* Hack. (1,2-2,5 mm de longitud), mientras que las más grandes se encuentran en *Digitaria* sect. *Trichachne* (3-5,1 mm de longitud), siendo intermedias en *Digitaria* sect. *Calvulae* y *Digitaria* sect. *Digitaria* (2-3,6 mm de longitud).

La gluma inferior puede estar ausente (*D. longiflora*, *D. setigera* Roth ex Roem. & Schult.) o ser muy reducida (Figs. 2 y 3), caso en el cual es enervia y glabra y presenta una textura membranácea a escariosa y su porción distal varía de triangular a truncada, emarginada o redondeada. Por su parte, la gluma superior puede ser tan larga como la lema inferior o más corta que ésta (Figs. 1 y 2). En las especies de *Digitaria* sect. *Digitaria*, la gluma superior presenta dimensiones mucho más cortas que la lema inferior, por lo regular ca. ½ o menos que ésta, mientras que en las otras secciones, generalmente, la gluma superior es tan larga o casi tan larga como la lema inferior. La gluma superior es de la misma naturaleza que la de la lema inferior y su diferencia fundamental radica en el número de nervios [menor en la gluma superior, (0-) 3 (-5)-nervia] y en la longitud. Los nervios pueden ser pronunciados a débiles y algunas veces no llegan al extremo distal de la gluma superior, caso en el cual son anastosomados hacia su porción distal, como en algunas espiguillas de *D. fuscescens*, *D. lehmanniana* Henrard y *D. violascens*. En la mayoría de los casos, la longitud de la lema inferior es análoga a la longitud del antecio superior (Figs. 1 y 2), salvo en algunas especies en las que la lema inferior puede ser ligeramente más corta o más larga que éste (ca. 0,2 mm). El número de nervios de la lema inferior oscila entre 5 y 7 y son similares a los de la gluma superior, salvo en *D. sanguinalis*, en la que los nervios son escabrosos en la porción distal de la lema inferior.

La distancia de las piezas que componen la espiguilla sobre la raquilla, es más conspicua en los miembros de *Digitaria* sect. *Trichachne* que en las demás secciones. En esta sección, las glumas, la lema inferior y el antecio superior se insertan sobre la raquilla distanciados entre sí, por lo que los internodios son notables, tal como lo habían detallado Rúgolo de Agrasar (1974) y Webster (1983).

Espiguillas trifloras. Se observaron espiguillas con dos antecios fértiles y uno neutro en *D. dioica* Killeen & Rúgolo [ejemplar *Córdoba et al. 1511* (COL)] y *D. nuda* [ejemplar *Echeverry 2551* (COL)] (Tabla 1). En *D. dioica*, la única espiguilla de esta naturaleza fue observada en el tercio superior de un racimo distal, mientras que en *D. nuda*, estas espiguillas son numerosas y están distribuidas en todas las inflorescencias. Así, esta situación corresponde al caso de *espiguillas trifloras*, donde el antecio inferior está representado por la lema inferior o por la lema inferior, la pálea inferior y las lodículas inferiores reducidas (antecio inferior neutro, flor inferior neutra), más las dos flores de los antecios fértiles. Las espiguillas con dos antecios fértiles se asemejan a las propias del género *Isachne* R. Brown de la tribu Isachneae de las Panicoideae (Hsu 1965, Palacios 1968, Connor 1987, Kellogg & Campbell 1987, Zuloaga 1987a, Cialdella & Vega 1996), considerado como el "precursor" de la tribu Paniceae.

Por lo tanto, *D. dioica* y *D. nuda* son las únicas especies en el género que presentan espiguillas trifloras. Así pues, éstos son otros casos de espiguillas trifloras registrados en la tribu Paniceae y es el primer registro de este "fenómeno" a nivel mundial en el género *Digitaria* (Tabla 1). Espiguillas trifloras han

sido citadas únicamente para las especies *Anthaenantiopsis perforata* (Nees) Parodi var. *perforata, Anthaenantiopsis fiebrigii* Parodi, *Axonopus anceps* (Mez) Hitchc., *Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhlm., *Axonopus schultesii* G. A. Black, *Panicum crateriferum* Sohns, *Panicum quadriglume* (Döll) Hitchc., *Panicum grumosum* Nees, *Panicum sabulorum* Lam., *Paspalum glabrinode* (Hack.) Morrone & Zuloaga y para el género *Lasiacis* (Griseb.) Hitchc. (Morrone & Zuloaga 1989, 1991b, Cialdella & Vega 1996, Giraldo-Cañas 2003a).

Con el hallazgo de estas espiguillas se adiciona un nuevo tipo de espiguillas trifloras en la tribu Paniceae (situación observada en *D. dioica*), de las que sólo se conocían cinco tipos previamente (véanse Morrone & Zuloaga 1989, 1991b, Cialdella & Vega 1996, Giraldo-Cañas 2003a). Véase la Tabla 1 para la distribución de los tipos sexuales de las flores en las espiguillas trifloras en la tribu Paniceae.

Antecio superior. Su color en la madurez varía de pajizo (secciones *Calvulae*, *Digitaria*, *Ischaemum*, *Trichachne*) a castaño o negruzco (*Digitaria* sect. *Ternatae* y *D. violascens* de *Digitaria* sect. *Ischaemum*) pasando por grisáceo o azuloso (e.g. algunos ejemplares de *D. sanguinalis*) a cobrizo [e.g. algunos ejemplares de *D. californica* (Benth.) Henrard y de *D. insularis*]. Algunas espiguillas de *D. fuscescens* aunque presentan el antecio superior pajizo, en ciertas ocasiones la porción distal de éste puede ser vinácea. Así, el color del antecio superior tiene importancia taxonómica a nivel de grupos o secciones.

En cuanto a la forma del antecio superior, éste puede variar de elíptico a lanceolado u ovado y de agudo a acuminado o apiculado (Figs. 6-9). Por otra parte, su consistencia es cartilagínea y su textura está caracterizada por papilas (papilas aparentemente simples al estereomicroscopio), las cuales se disponen en filas longitudinales y presentan diferentes dimensiones o son más pronunciadas en unas especies, por lo que algunas texturas pueden aparecer más rugosas que otras. En todos los casos, el antecio superior es glabro, aunque visto a gran aumento, éste puede presentar algunas asperezas distales (véanse las características detalladas más adelante).

Tabla 1. Tipos de espiguillas trifloras en la tribu Paniceae y distribución de la sexualidad de las flores. (1): tomado de Morrone & Zuloaga (1989); (2): tomado de Cialdella & Vega (1996); (3): tomado de Morrone & Zuloaga (1991b); (4): tomado de Giraldo-Cañas (2003a); (5): el presente estudio.

Tipo de espiguilla triflora	Sexualidad de la flor inferior	Sexualidad de la flor media	Sexualidad de la flor superior	Especies
I	Estaminada	Estaminada	Perfecta	*Paspalum glabrinode* (1)
II	Estaminada	Perfecta	Perfecta	*Anthaenantiopsis perforata* var. *perforata* (2) *Anthaenantiopsis fiebrigii* (2)
III	Neutra	Estaminada	Perfecta	*Lasiacis anomala* (2) *Panicum crateriferum* (2) *Panicum grumosum* (2)
IV	Neutra	Neutra	Perfecta	*Lasiacis anomala* (2) *Panicum quadriglume* (2)
V	Neutra	Perfecta	Perfecta	*Panicum sabulorum* (3) *Axonopus anceps* (4) *Axonopus scoparius* (4) *Axonopus schultesii* (4) *Digitaria nuda* (5)
VI	Neutra	Estaminada	Estaminada	*Digitaria dioica* (5)

Como se anotó anteriormente, el género *Digitaria* se caracteriza por presentar la lema superior con los bordes membranáceos, blanquecinos a más comúnmente hialinos y plegados sobre la pálea superior y cubriéndola casi completamente o cubriendo ca. 1/3-4/5 de ésta. La lema superior es siempre enervia, excepto en *D. nuda* y *D. similis* Beetle ex Gould, en las que es 3-nervia.

Flor. La flor superior de las Paniceae es siempre perfecta (algunas excepciones son comentadas en Connor 1981, 1987, Vega 1996), mientras que la flor inferior es imperfecta o neutra como en todas las especies del género *Digitaria*. Las flores imperfectas se originan por reducción de flores perfectas (Cocucci & Anton 1988). Estos autores plantean la hipótesis de que tal reducción es debida a la inhibición ejercida por la pálea sobre el ápice floral. Siguiendo este razonamiento, la existencia de flores neutras podría explicarse como el resultado de la inhibición extrema del ápice floral (Cialdella & Vega 1996). Esta inhibición trae como resultado una reducción en el número de flores funcionales de la espiguilla.

Así, las espiguillas bifloras (normales) del género *Digitaria* son funcionalmente unifloras, dado que la flor inferior es neutra o imperfecta. Por lo tanto, la flor superior es siempre perfecta (excepto en *D. dioca*, en la que hay individuos con flores estaminadas y otros con flores pistiladas) y está constituida por tres estambres (los cuales emergen apicalmente), por un ovario oblongo y glabro, el cual remata en dos estilos y dos estigmas plumosos. Como se acaba de mencionar, *D. dioica* es la única especie dioica en el género, característica que permite reconocerla fácilmente. En la tribu Paniceae la dioecia es muy rara y sólo se había registrado en tres géneros, los cuales están restringidos a Australia (véanse Connor 1981, Killeen & Rúgolo de Agrasar 1992, Connor *et al*. 2000): *Pseudochaetochloa* Hitchc., *Spinifex* L. y *Zygochloa* S. T. Blake.

Según Clifford (1987), la secuencia del desarrollo de las estructuras sobre el eje floral en el género *Digitaria* está dado en la siguiente dirección: pálea → estambres → lodículas → pistilo. Esta misma situación es exhibida por los géneros *Hordeum* L., *Panicum* L. y *Triticum* L. (Clifford 1987). En cuanto a su biología reproductiva, las especies del género *Digitaria* son autocompatibles (Connor 1987).

Indumento de la espiguilla (Figs. 1-5)

Los pelos pueden ser bicelulares (= micropelos) y unicelulares (= macropelos). Los micropelos están presentes en todas las especies, aunque son muy escasos y éstos corresponden al tipo panicoide, donde la célula basal es más corta que la distal (Ellis 1979, Shaw & Smeins 1981, Thompson & Estes 1986, Snow 1996). Éstos se distribuyen en forma irregular tanto en la gluma superior como en la lema inferior.

Por su parte, los macropelos son más interesantes dada su variación y sólo se encuentra un tipo de macropelo por especie, por lo que tienen una gran importancia taxonómica. Éstos pueden ser muy cortos (*Digitaria* sect. *Digitaria*, *Digitaria* sect. *Ternatae*) (Figs. 1-5), largos (*Digitaria* sect. *Digitaria*, *Digitaria* sect. *Ternatae*, *Digitaria* sect. *Ischaemum*, *Digitaria* sect. *Calvulae*) a muy largos (*Digitaria* sect. *Trichachne*), acuminados, agudos o con el ápice redondeado (*Digitaria* sect. *Calvulae*, *Digitaria* sect. *Digitaria* y *Digitaria* sect. *Trichachne*) o claviformes (*Digitaria* sect. *Ternatae*) tanto corta (*D. cardenasiana* Giraldo-Cañas) como largamente estipitados [*D. andicola*, *D. filiformis* (L.) Koeler y *D. lehmanniana*] (Fig. 4), o verrugosos y largos (*Digitaria* sect. *Ischaemum*) (Fig. 5), o sea, aquellos que presentan la superficie con pequeñas prominencias.

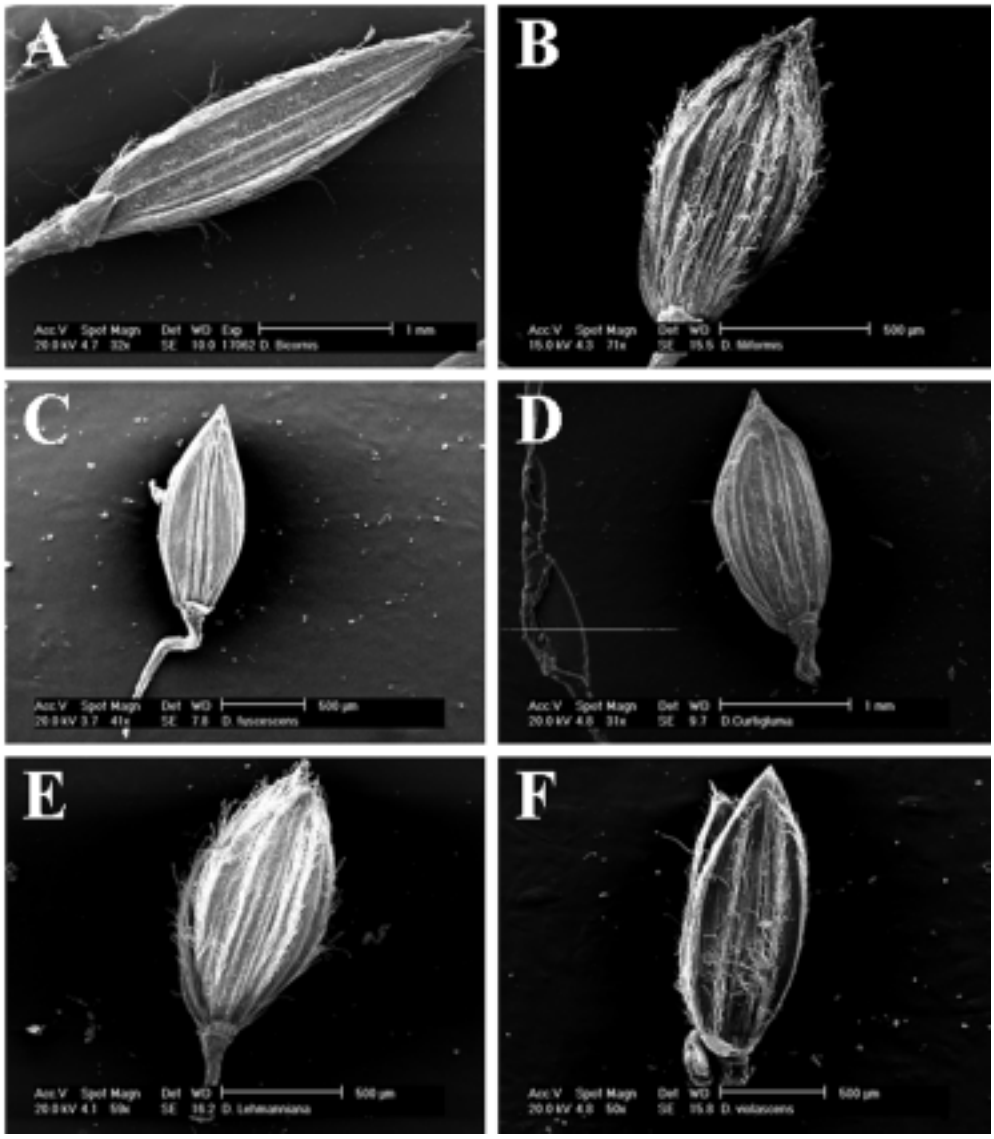

Fig. 1. Vistas generales de la espiguilla, desde el lado de la lema inferior, en diferentes especies de *Digitaria*. A. *Digitaria bicornis* (Lam.) Roem. & Schult. (*Giraldo-Cañas 3303*, COL). B. *Digitaria filiformis* (L.) Koeler (*Stevenson 653*, COL). C. *Digitaria fuscescens* (J. Presl) Henrard (*Davidse & Llanos 5126*, COL). D. *Digitaria andicola* Giraldo-Cañas (*Giraldo-Cañas 3319*, COL). E. *Digitaria lehmanniana* Henrard (*Fuentes & Amaya 764*, COL). F. *Digitaria violascens* Link (*Giraldo-Cañas 3299*, COL).

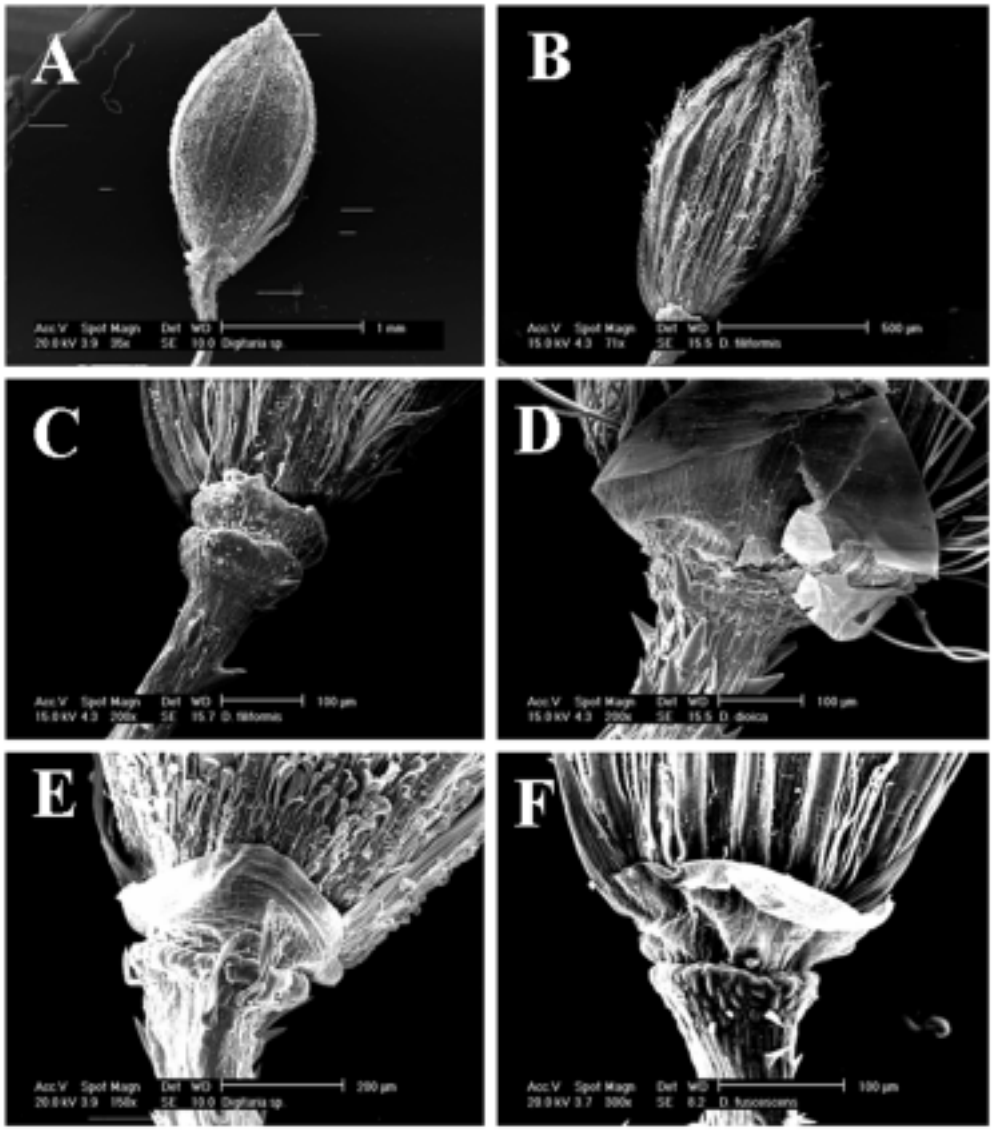

Fig. 2. Vistas generales de la espiguilla, desde el lado de la lema inferior, en diferentes especies de *Digitaria*. Nótese además la gluma inferior en C, D, E y F. A. *Digitaria cardenasiana* Giraldo-Cañas (*Rangel & Espina 1418*, COL). B y C. *Digitaria filiformis* (L.) Koeler (Stevenson 653, COL). D. *Digitaria dioica* Killeen & Rúgolo (*Giraldo-Cañas 2506*, COAH). E. *Digitaria cardenasiana* Giraldo-Cañas (*Rangel & Espina 1418*, COL). F. *Digitaria fuscescens* (J. Presl) Henrard (*Davidse & Llanos 5126*, COL).

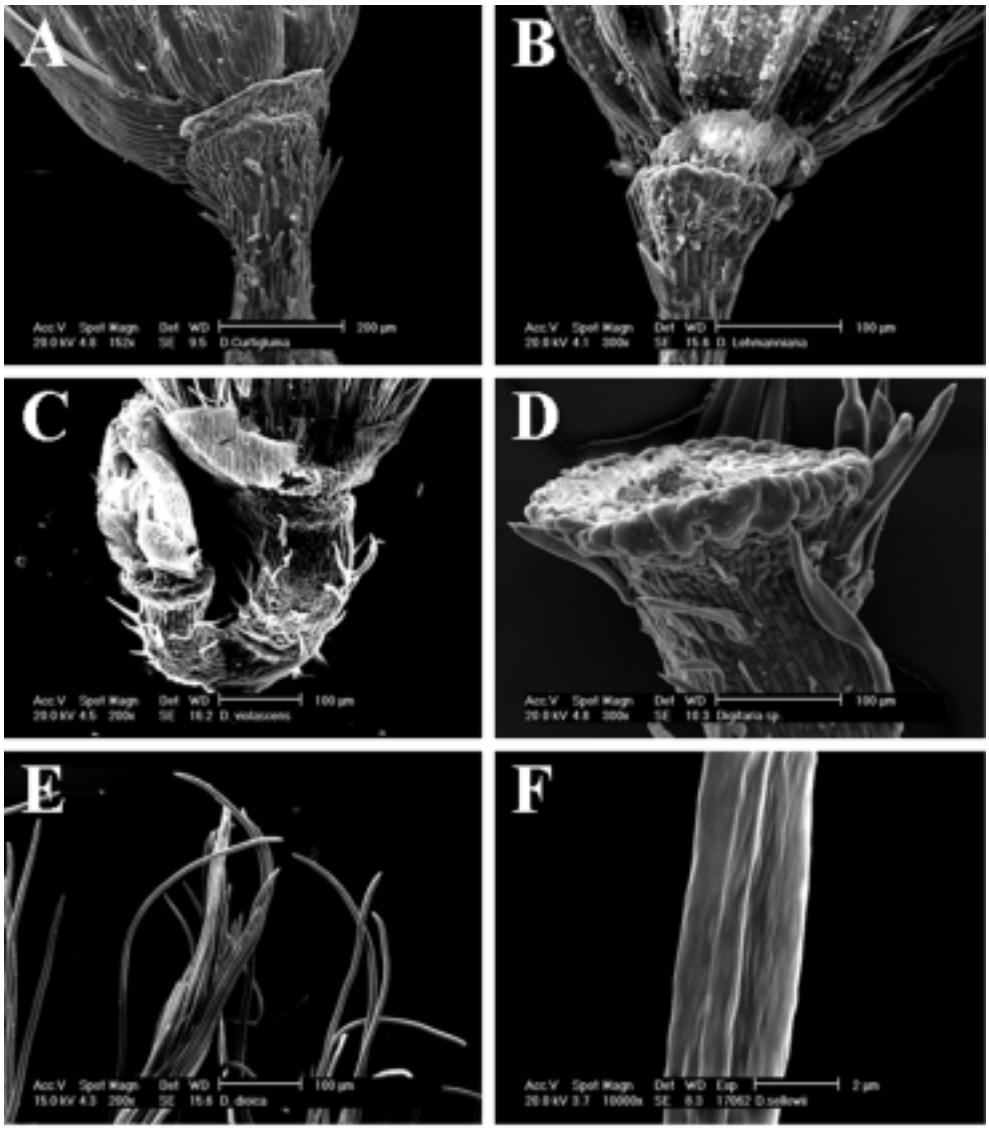

Fig. 3. Vistas generales de la espiguilla, desde el lado de la lema inferior, de los pedicelos y de dos clases de macropelos unicelulares en diferentes especies de *Digitaria*. Nótese además la gluma inferior en A y B. A. *Digitaria andicola* Giraldo-Cañas (*Giraldo-Cañas 3319*, COL). B. *Digitaria lehmanniana* Henrard (*Fuentes & Amaya 764*, COL). C. *Digitaria violascens* Link (*Giraldo-Cañas 3299*, COL). D. *Digitaria cardenasiana* Giraldo-Cañas (*Rangel & Espina 1418*, COL). E. *Digitaria dioica* Killeen & Rúgolo (*Giraldo-Cañas 2506*, COAH). F. *Digitaria similis* Beetle ex Gould (*Etter et al. 610*, COL).

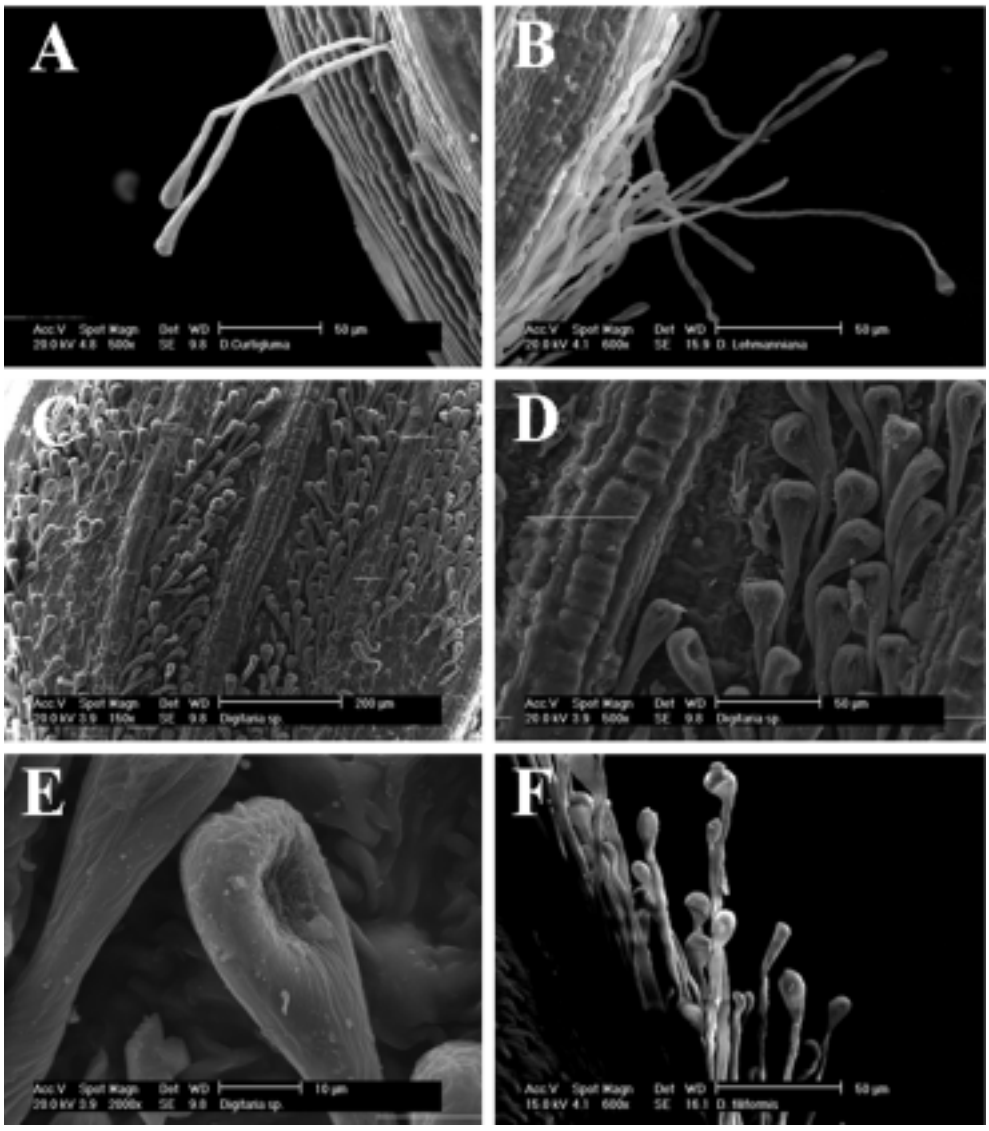

Fig. 4. Tipos de macropelos unicelulares claviformes presentes en la espiguilla en diferentes especies de *Digitaria*. Nótense además los cuerpos de sílice en D. A. *Digitaria andicola* Giraldo-Cañas (*Giraldo-Cañas 3319*, COL). B. *Digitaria lehmanniana* Henrard (*Fuentes & Amaya 764*, COL). C, D y E. *Digitaria cardenasiana* Giraldo-Cañas (*Rangel & Espina 1418*, COL). F. *Digitaria filiformis* (L.) Koeler (*Stevenson 653*, COL).

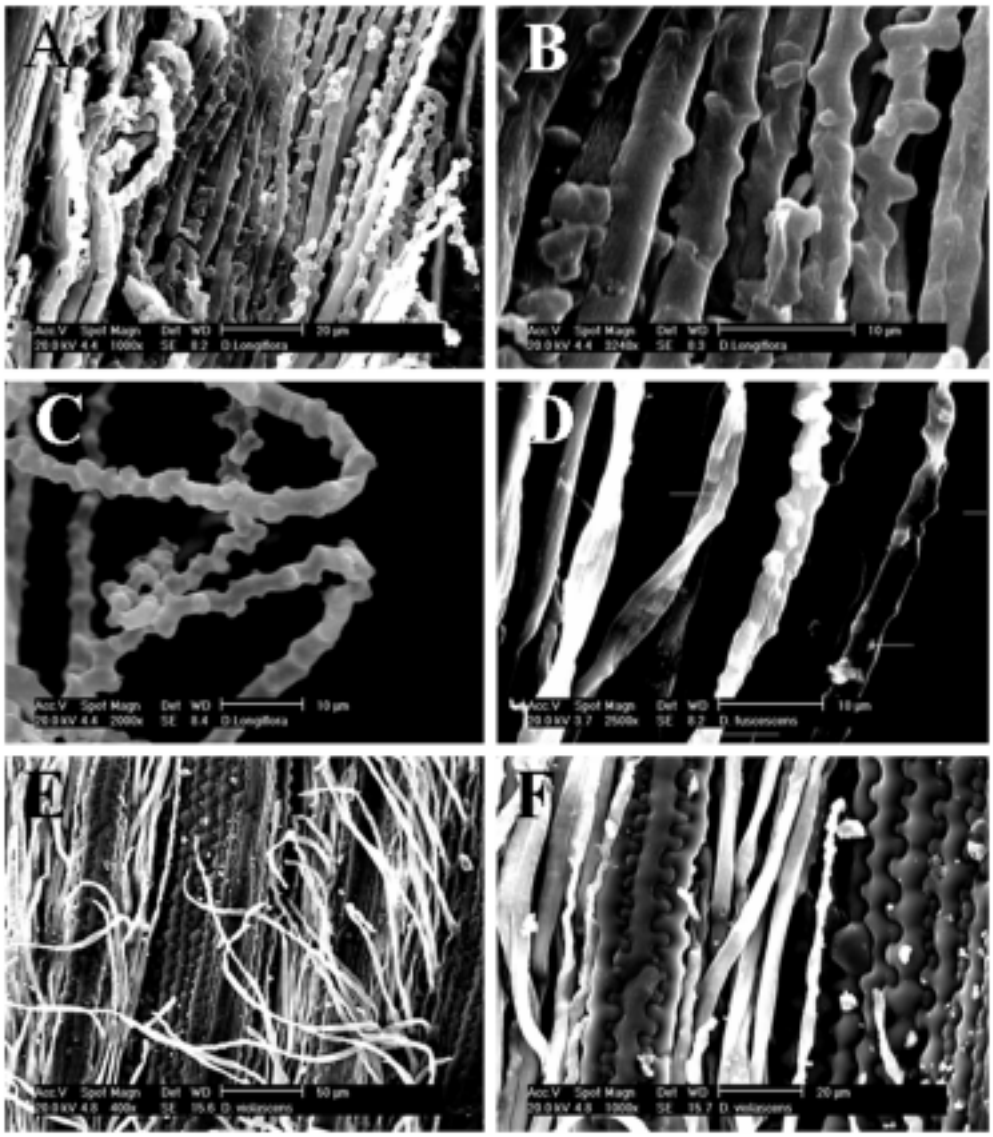

Fig. 5. Tipos de macropelos unicelulares verrugosos presentes en la espiguilla en diferentes especies de *Digitaria*. Nótense además las células largas epidérmicas de la lema inferior en F. A, B y C. *Digitaria longiflora* (Retz.) Pers. (*Wood 4702*, COL). D. *Digitaria fuscescens* (J. Presl) Henrard (*Davidse & Llanos 5126*, COL). E y F. *Digitaria violascens* Link (*Giraldo-Cañas 3299*, COL).

Los macropelos se localizan en la gluma superior y en la lema inferior (nunca en la gluma inferior), aunque su disposición puede ser sólo en las márgenes de éstas o en toda su superficie o en los espacios internervales (Figs. 1-3). Éstos varían en densidad, desde escasos hasta numerosos, constituyendo un indumento muy denso. En todos los casos, los macropelos no presentan una base tuberculada como sucede con los macropelos del raquis de *D. horizontalis* o los de las hojas de las especies de *Digitaria*. Caso contrario exhiben algunos representantes de géneros de la tribu Paniceae como *Anthaenantiopsis* Mez ex Pilger, *Axonopus* sect. *Lappagopsis*, *Gerritea* Zuloaga, Morrone & Killeen, *Ichnanthus* P. Beauv., *Panicum* y *Paspalum*, en los que los macropelos de las espiguillas presentan base tuberculada (Zuloaga & Sendulsky 1988, Morrone *et al*. 1993, Rúgolo de Agrasar & Nicora 1993, Zuloaga *et al*. 1993, 1994, Giraldo-Cañas 2002b, 2003a). Sin embargo, los macropelos en *Axonopus* y *Panicum* siempre son largos, lisos, agudos y no son dilatados, mientras que en *Paspalum* los puede haber como los anteriores de *Axonopus* y *Panicum* o capitados a clavados (véanse Veldkamp 1973, Davidse & Zuloaga 1992, Rodríguez *et al*. 2000, Giraldo-Cañas 2002b, 2003a).

En este sentido, el indumento de la espiguilla de *Digitaria*, cuando éste es simple (*Digitaria* sect. *Calvulae*, *Digitaria* sect. *Digitaria* y *Digitaria* sect. *Trichachne*), presenta más afinidades con *Anthaenantia lanata* (Kunth) Benth. [= *Leptocoryphium lanatum* (Kunth) Nees] (espiguillas pilosas, los pelos simples), y cuando el indumento está constituido por macropelos claviformes (*Digitaria* sect. *Ternatae*) se acerca más a *Paspalum* (*Paspalum* grupo *Parviflora*, pelos capitados). Por último, el indumento compuesto de macropelos verrugosos (*Digitaria* sect. *Ischaemum*) es poco frecuente en la familia y particularmente escaso en la tribu Paniceae, según la amplia bibliografía consultada. Los macropelos verrugosos exhibidos por las especies de *Digitaria* sect. *Ischaemum* son semejantes a los presentados por tres especies de *Coelachyrum* Hochst. & Nees de la subfamilia Chloridoideae, denominados por Snow (1996) como macropelos crispados.

Caracteres micromorfológicos y anatómicos del antecio superior (Figs. 6-17)

La histología del antecio superior es muy interesante ya que sus células epidérmicas varían en forma y tamaño y su ornamento está constituído por diversas microestructuras. La epidermis abaxial de la lema y la pálea superiores posee papilas, cuerpos de sílice, asperezas, aparatos estomáticos y puede presentar micropelos bicelulares. A continuación se destaca la naturaleza de diferentes estructuras presentes en el antecio superior.

Células epidérmicas. Las células epidérmicas largas, tanto de la lema como de la pálea superiores, son rectangulares, más de 3 a 8 veces más largas que anchas, agrupadas en hileras longitudinales, de paredes anticlinales longitudinales onduladas a marcadamente sinuosas [*D. bicornis* (Lam.) Roem. & Schult., *D. californica*, *D. ciliaris* (Retz.) Koeler, *D. fuscescens*, *D. horizontalis*, *D. insularis*, *D. nuda*, *D. similis*, *D. violascens*] o plegadas (*D. andicola*, *D. cardenasiana*, *D. dioica*, *D. eriantha*, *D. filiformis*, *D. lehmanniana*, *D. longiflora*, *D. sanguinalis*, *D. setigera*) (Figs. 6-17), con una (-3) papilas por célula.

Papilas. Las papilas son simples (aunque en *D. californica* éstas aparecen verrugosas, principalmente hacia la porción proximal del antecio superior, Figs. 14-17), de tamaño variable, numerosas a muy numerosas y están dispuestas regularmente en hileras longitudinales sobre toda la superficie de la lema y la pálea superiores, confiriéndole un

aspecto rugoso a éstas (Figs. 6-17). En todas las especies las papilas presentan su porción distal redondeada, excepto en *D. californica*, en la que las papilas de la porción proximal del antecio superior aparecen verrugosas como se indicó anteriormente. Por lo regular, las papilas están sobreelevadas con relación a la epidermis, aunque en *D. filiformis*, *D. fuscescens* y *D. lehmanniana* éstas aparecen ligeramente hundidas ya que se disponen en surcos longitudinales. Las papilas simples son la condición más común entre las Paniceae. No obstante, hay varias especies que presentan papilas verrugosas y/o compuestas en el antecio superior, las cuales son semejantes a las encontradas en *D. californica* (véanse Clark & Gould 1975, Shaw & Smeins 1981, Zuloaga & Soderstrom 1985, Thompson & Estes 1986, Morrone *et al*. 1998, Zuloaga *et al*. 1998).

Cuerpos de sílice. Los cuerpos de sílice, aunque muy escasos, son circulares a redondeados, correspondiendo a la clase Pooideae (Zucol 1996) y es raro que para las especies de *Digitaria* aquí examinadas no se hallan encontrado cuerpos de sílice del tipo Panicoideae [halteriformes de varios tipos, los cuales son muy comunes en los representantes de la tribu Paniceae (véanse Zuloaga & Soderstrom 1985, Giraldo-Cañas 2002a, 2003a)], aunque éstos si fueron observados en la lámina foliar, en los pedicelos y en la gluma superior y la lema inferior de la mayoría de las especies aquí estudiadas.

Los cuerpos de sílice son exfoliados y se localizan principalmente en la porción distal de la lema superior. En la mayoría de las Paniceae, los cuerpos de sílice se localizan en la porción distal del antecio superior, tanto en la lema como en la pálea (Hsu 1965, Zuloaga & Soderstrom 1985, Giraldo-Cañas 2002a, 2003a). Algunas excepciones son comentadas por Morrone *et al.* (1996) para las especies *Paspalum longicuspe* Nash y *Paspalum repens* Berg., en las que los cuerpos de sílice están distribuidos sobre toda la superficie de la lema y la pálea superiores.

Micropelos. Los micropelos pueden estar presentes o ausentes, cuando presentes éstos son bicelulares, fusiformes, lanceolados u oblongos, escasos a muy escasos y se localizan principalmente hacia la porción apical de la lema superior en dirección distal, y éstos se distribuyen irregularmente. Sus células distal y basal pueden estar o no colapsadas, y sus paredes son delgadas; la célula distal es de ápice ligeramente agudo (Fig. 10E) a redondeado (Fig. 10F). Estos micropelos corresponden al tipo panicoide, donde la célula basal es más corta que la distal (Ellis 1979, Shaw & Smeins 1981, Zuloaga & Soderstrom 1985, Thompson & Estes 1986, Snow 1996, Giraldo-Cañas 2002a, 2003a).

Macropelos. Por su parte, los macropelos (pelos unicelulares) no existen en el antecio superior de *Digitaria*, los que son frecuentes en varios miembros de las Paniceae (e.g. *Axonopus*, *Panicum*, *Paspalum*, entre otros, véase Giraldo-Cañas 2002a, 2003a, 2003b). Por tal razón, se ha dicho siempre que el antecio superior de *Digitaria* es glabro. No obstante, las especies aquí estudiadas presentan asperezas (aguijones y ganchos) en el extremo distal de la lema superior (Figs. 8-10), por lo que se debería corregir la descripción genérica, toda vez que siempre se encuentra referida a que su antecio superior es glabro.

Porción de germinación. En la región proximal de la lema superior se halla diferenciada la porción de germinación, lugar por donde emerge la raíz embrionaria (Rost & Simper 1975, Johnston & Watson 1981, Shaw & Smeins 1981). La porción de germinación observada en las especies de *Digitaria* corresponde a la forma típica encontrada en las Paniceae (Rost & Simper 1975, Johnston & Watson 1981, Giraldo-Cañas 2002a, 2003a), en las que la línea de ruptura es conspicua y semilunar (Figs. 11-13). En ninguna de las especies estudiadas se observó *espolón* (prolongación endurecida de la base de la lema, véase Morrone & Zuloaga 1992).

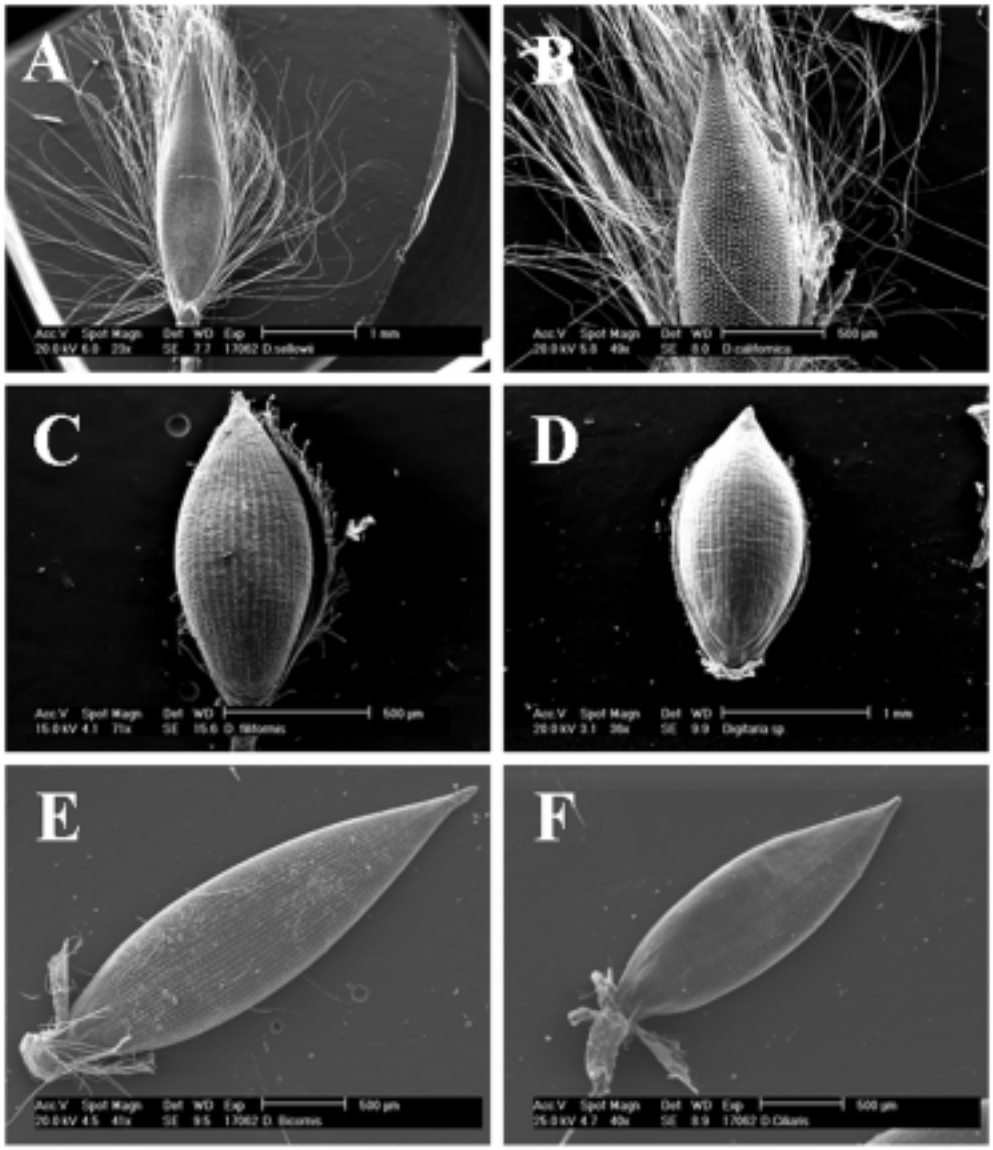

Fig. 6. Vistas generales del antecio superior, desde el lado de la lema superior, en diferentes especies de *Digitaria*. Los macropelos al fondo de los antecios superiores en A, B y C son de la lema inferior. A. *Digitaria insularis* (L.) Fedde (*Giraldo-Cañas 3296*, COL). B. *Digitaria californica* (Benth.) Henrard (García-Barriga 14185, COL). C. *Digitaria filiformis* (L.) Koeler (*Stevenson 653*, COL). D. *Digitaria cardenasiana* Giraldo-Cañas (*Rangel & Espina 1418*, COL). E. *Digitaria bicornis* (Lam.) Roem. & Schult. (*Giraldo-Cañas 3303*, COL). F. *Digitaria ciliaris* (Retz.) Koeler (*Giraldo-Cañas 3294*, COL).

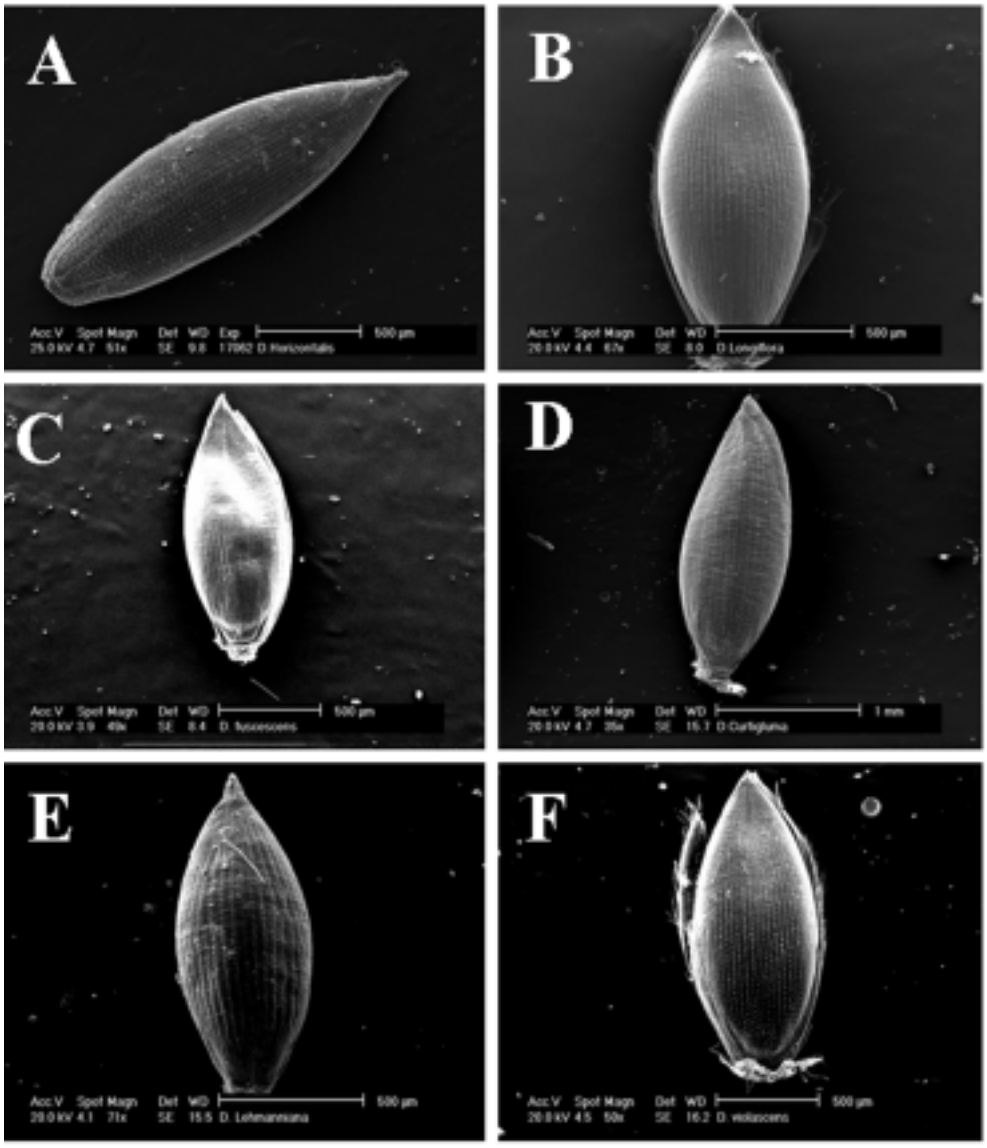

Fig. 7. Vistas generales del antecio superior, desde el lado de la lema superior, en diferentes especies de *Digitaria*. A. *Digitaria horizontalis* Willd. (*Fernández-Alonso 6886*, COL). B. *Digitaria longiflora* (Retz.) Pers. (*Wood 4702*, COL). C. *Digitaria fuscescens* (J. Presl) Henrard (*Davidse & Llanos 5126*, COL). D. *Digitaria andicola* Giraldo-Cañas (*Giraldo-Cañas 3319*, COL). E. *Digitaria lehmanniana* Henrard (*Fuentes & Amaya 764*, COL). F. *Digitaria violascens* Link (*Giraldo-Cañas 3299*, COL).

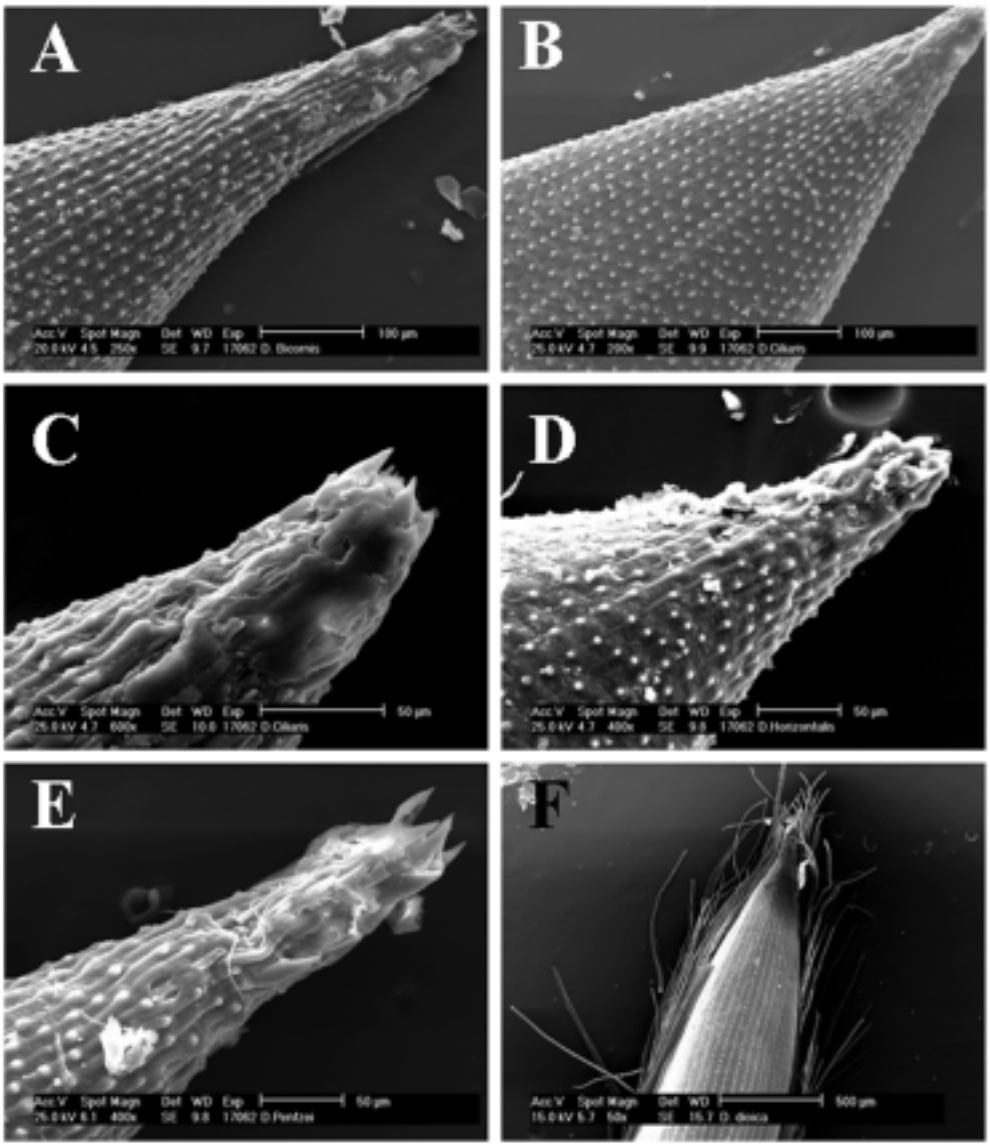

Fig. 8. Vistas generales de la porción distal del antecio superior, desde el lado de la lema superior, en diferentes especies de *Digitaria*. Nótense las asperezas distales en C, D y E. Los macropelos al fondo del antecio superior en F son de la lema inferior. A. *Digitaria bicornis* (Lam.) Roem. & Schult. (*Giraldo-Cañas 3303*, COL). B y C. *Digitaria ciliaris* (Retz.) Koeler (*Giraldo-Cañas 3294*, COL). D. *Digitaria horizontalis* Willd. (*Fernández-Alonso 6886*, COL). E. *Digitaria eriantha* Steud. (*Dugand 5900*, COL). F. *Digitaria dioica* Killeen & Rúgolo (*Giraldo-Cañas 2506*, COAH).

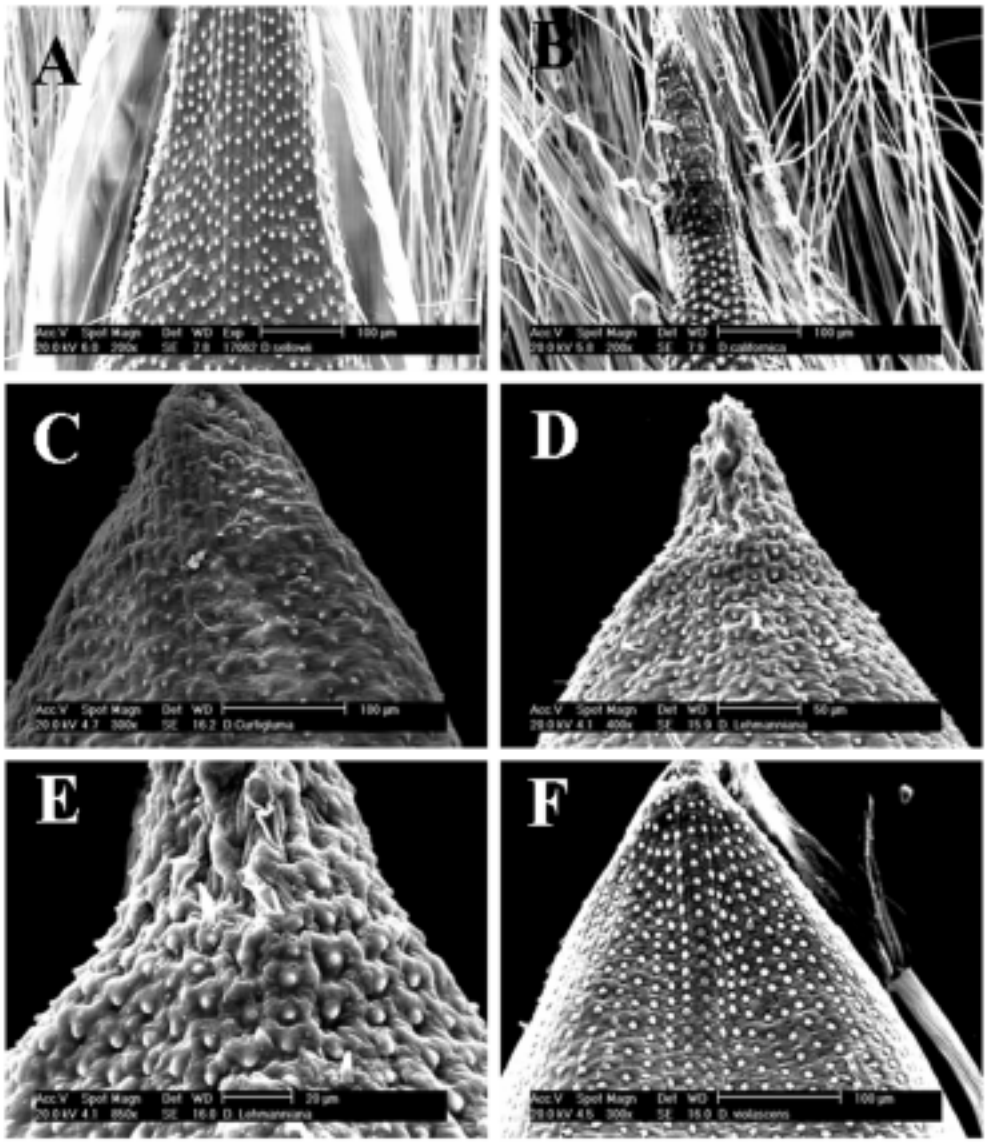

Fig. 9. Vistas generales de la porción distal del antecio superior, desde el lado de la lema superior, en diferentes especies de *Digitaria*. Nótese además la distribución y la forma de las papilas. Los macropelos al fondo del antecio superior en A y B son de la lema inferior. A. *Digitaria insularis* (L.) Fedde (*Giraldo-Cañas 3296*, COL). B. *Digitaria californica* (Benth.) Henrard (*García-Barriga 14185*, COL). C. *Digitaria andicola* Giraldo-Cañas (*Giraldo-Cañas 3319*, COL). D y E. *Digitaria lehmanniana* Henrard (*Fuentes & Amaya 764*, COL). F. *Digitaria violascens* Link (*Giraldo-Cañas 3299*, COL).

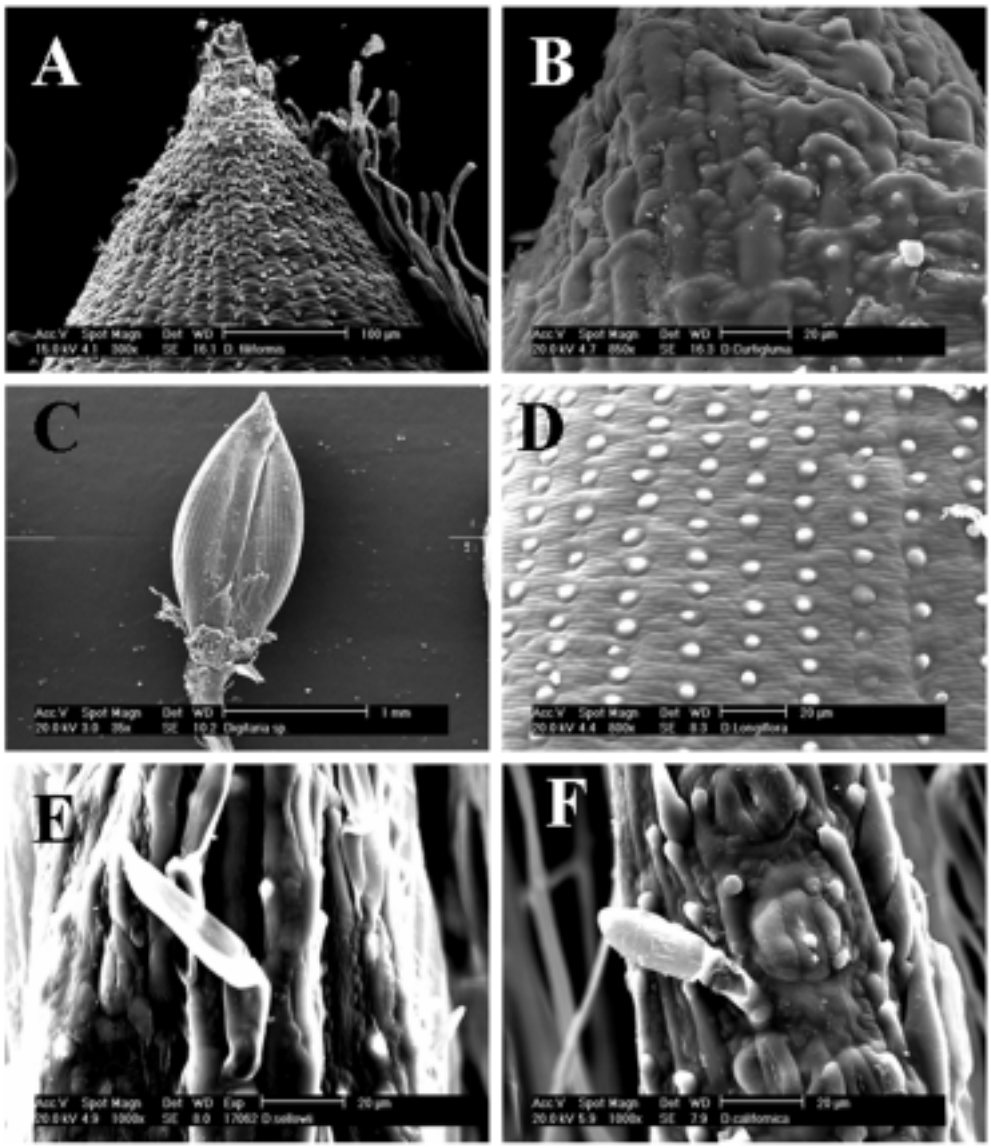

Fig. 10. A y B. Vistas generales de la porción distal del antecio superior, desde el lado de la lema superior. C. Vista general del antecio superior desde el lado de la pálea superior. D. Distribución general de las papilas en la porción medial de la lema superior. E y F. Vistas de micropelos bicelulares y aparatos estomáticos de la porción distal de la lema superior. A. *Digitaria filiformis* (L.) Koeler (*Stevenson 653*, COL). B. *Digitaria andicola* Giraldo-Cañas (*Giraldo-Cañas 3319*, COL). C. *Digitaria cardenasiana* Giraldo-Cañas (Rangel & Espina 1418, COL). D. *Digitaria longiflora* (Retz.) Pers. (*Wood 4702*, COL). E. *Digitaria insularis* (L.) Fedde (*Giraldo-Cañas 3296*, COL). F. *Digitaria californica* (Benth.) Henrard (*García-Barriga 14185*, COL).

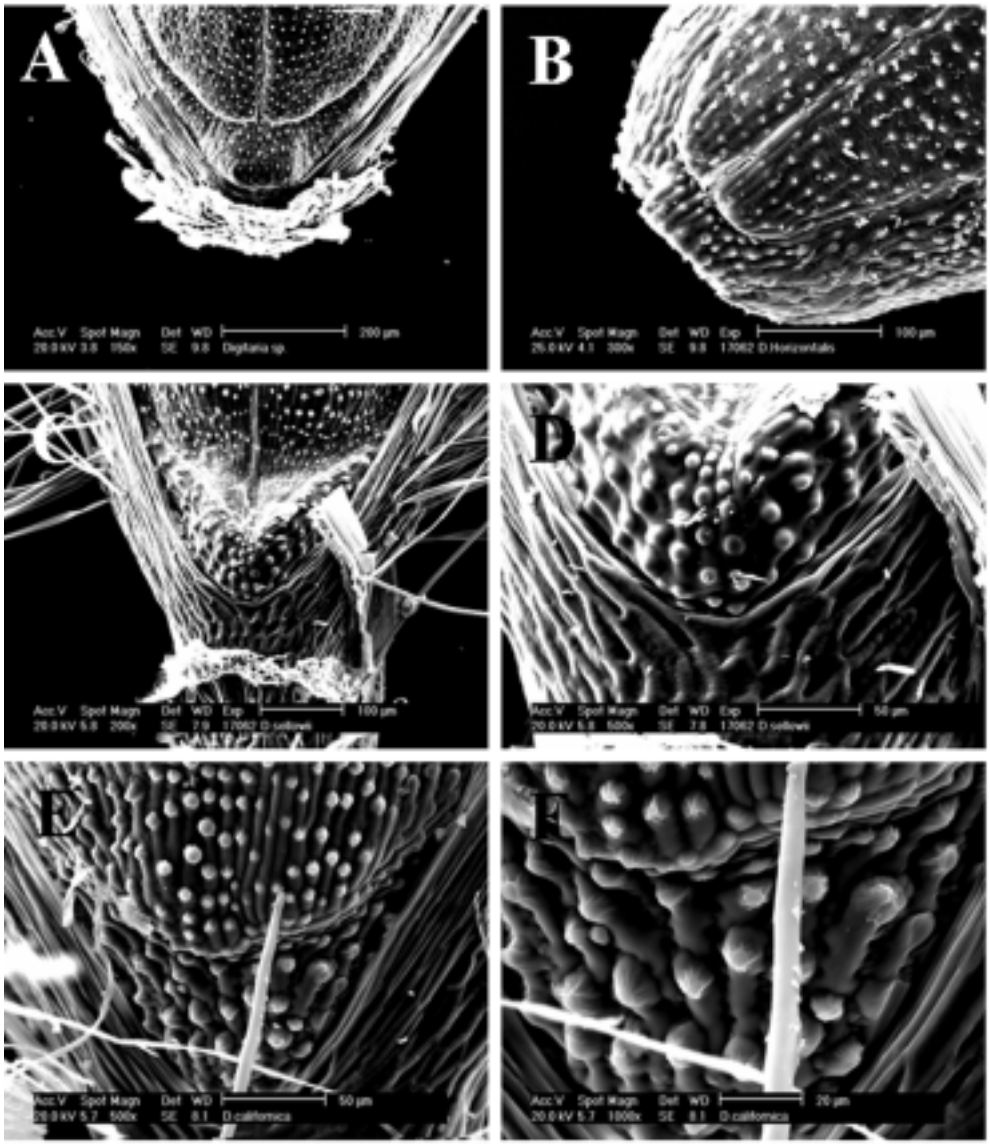

Fig. 11. Vistas de la porción de germinación del antecio superior en diferentes especies de *Digitaria*. Nótense además la distribución y la forma de las papilas. Los macropelos al fondo del antecio superior en C son de la lema inferior. A. *Digitaria cardenasiana* Giraldo-Cañas (*Rangel & Espina 1418*, COL). B. *Digitaria horizontalis* Willd. (*Fernández-Alonso 6886*, COL). C y D. *Digitaria insularis* (L.) Fedde (*Giraldo-Cañas 3296*, COL). E y F. *Digitaria californica* (Benth.) Henrard (*García-Barriga 14185*, COL).

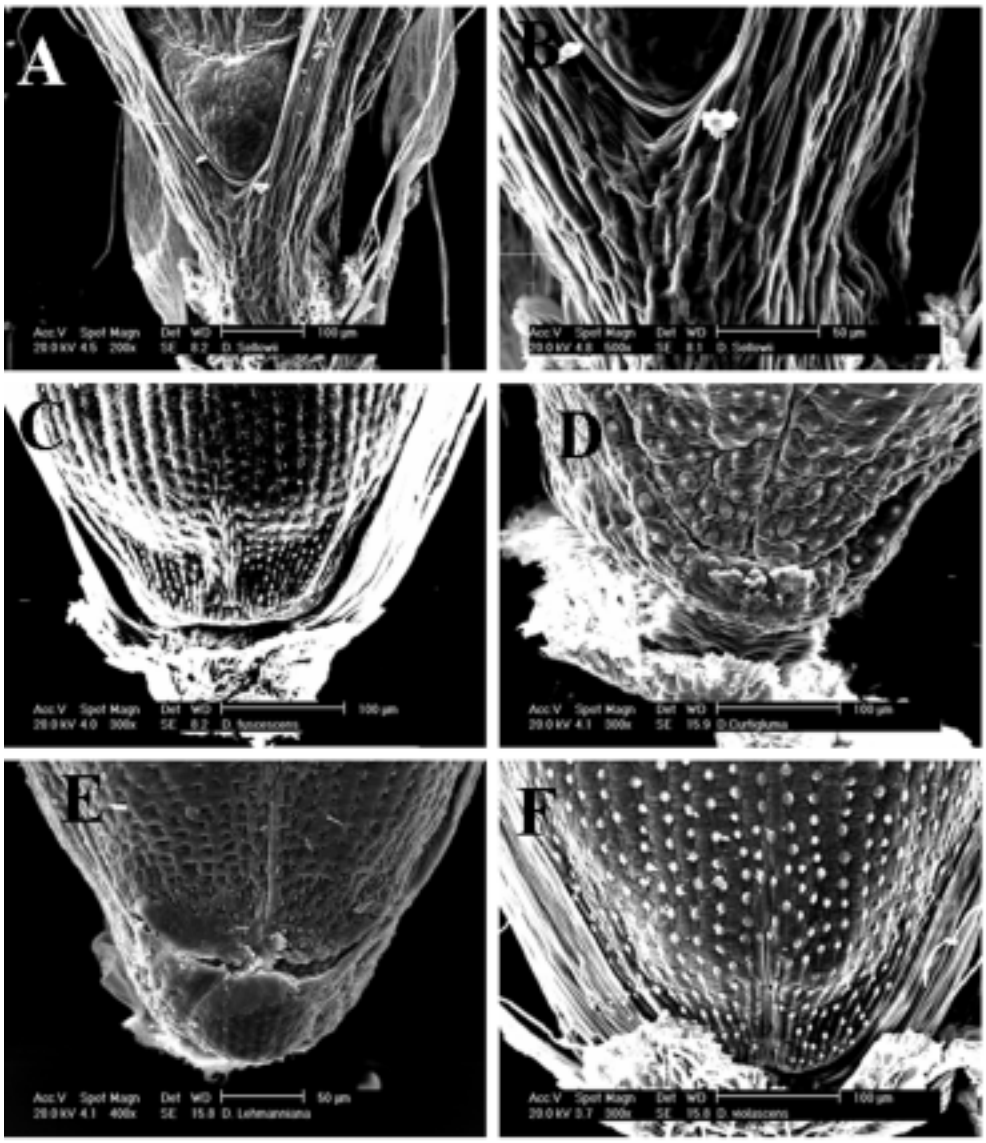

Fig. 12. Vistas de la porción de germinación del antecio superior en diferentes especies de *Digitaria*. Nótense además la distribución y la forma de las papilas. A y B. *Digitaria insularis* (L.) Fedde (*Giraldo-Cañas 3296*, COL). C. *Digitaria fuscescens* (J. Presl) Henrard (*Davidse & Llanos 5126*, COL). D. *Digitaria andicola* Giraldo-Cañas (*Giraldo-Cañas 3319*, COL). E. *Digitaria lehmanniana* Henrard (*Fuentes & Amaya 764*, COL). F. *Digitaria violascens* Link (*Giraldo-Cañas 3299*, COL).

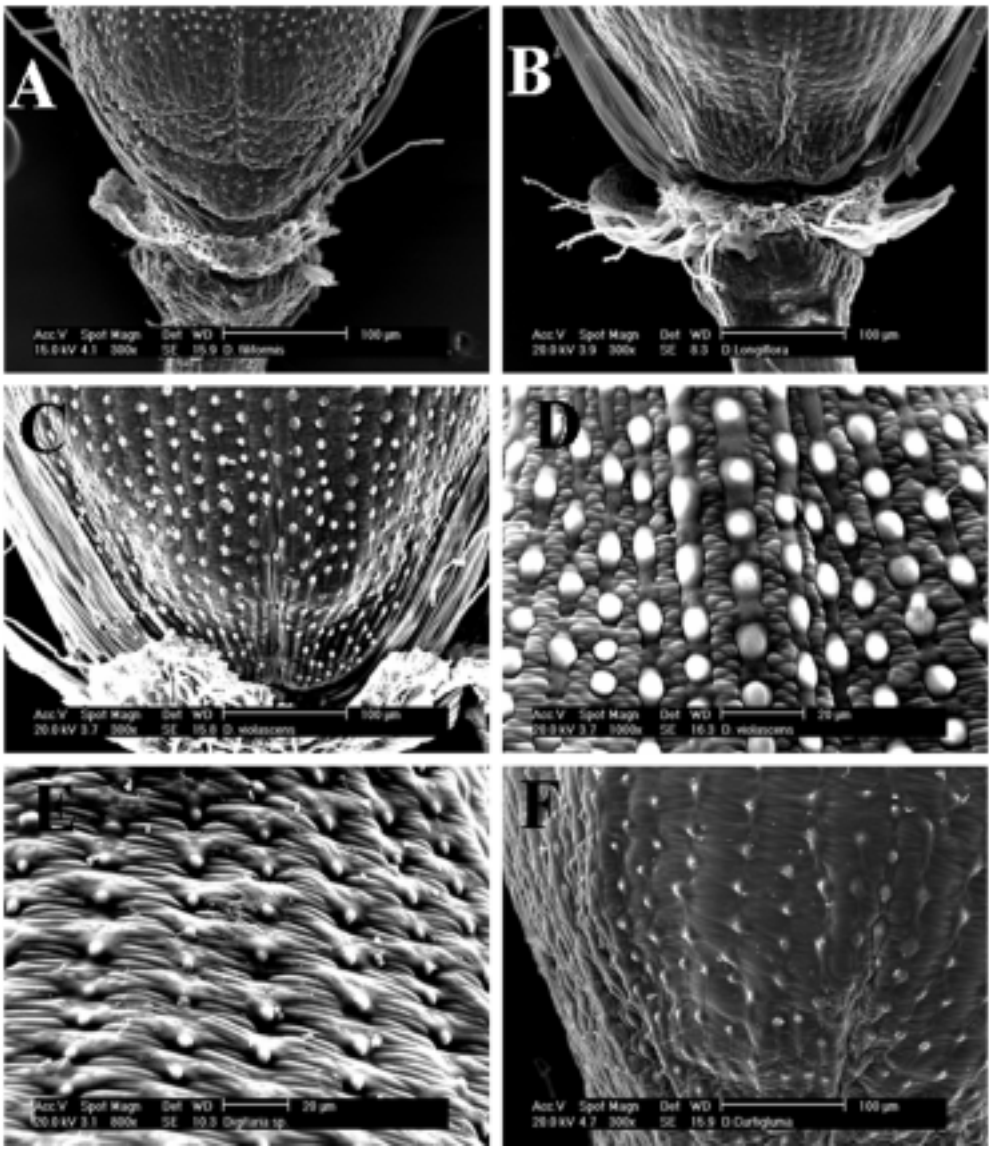

Fig. 13. Vistas de la porción de germinación del antecio superior y de las papilas de la lema superior en diferentes especies de *Digitaria*. Nótese además la forma de las células epidérmicas de la lema superior en D y E. A. *Digitaria filiformis* (L.) Koeler (*Stevenson 653*, COL). B. *Digitaria longiflora* (Retz.) Pers. (*Wood 4702*, COL). C y D. *Digitaria violascens* Link (*Giraldo-Cañas 3299*, COL). E. *Digitaria cardenasiana* Giraldo-Cañas (*Rangel & Espina 1418*, COL). F. *Digitaria andicola* Giraldo-Cañas (*Giraldo-Cañas 3319*, COL).

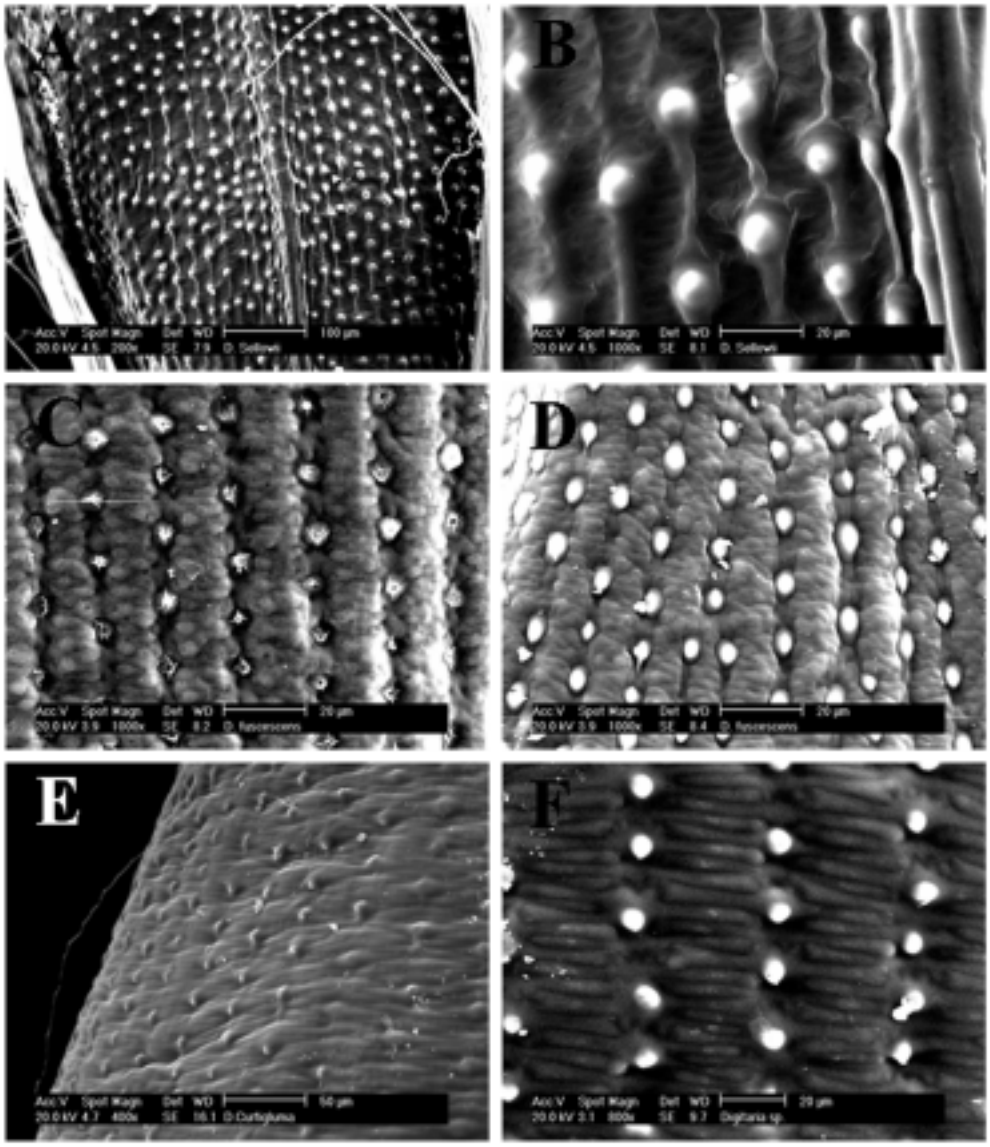

Fig. 14. Vistas de las papilas y las células epidérmicas de la lema superior en diferentes especies de *Digitaria*. A y B. *Digitaria insularis* (L.) Fedde (*Giraldo-Cañas 3296*, COL). C y D. *Digitaria fuscescens* (J. Presl) Henrard (*Davidse & Llanos 5126*, COL). E. *Digitaria andicola* Giraldo-Cañas (*Giraldo-Cañas 3319*, COL). F. *Digitaria cardenasiana* Giraldo-Cañas (*Rangel & Espina 1418*, COL).

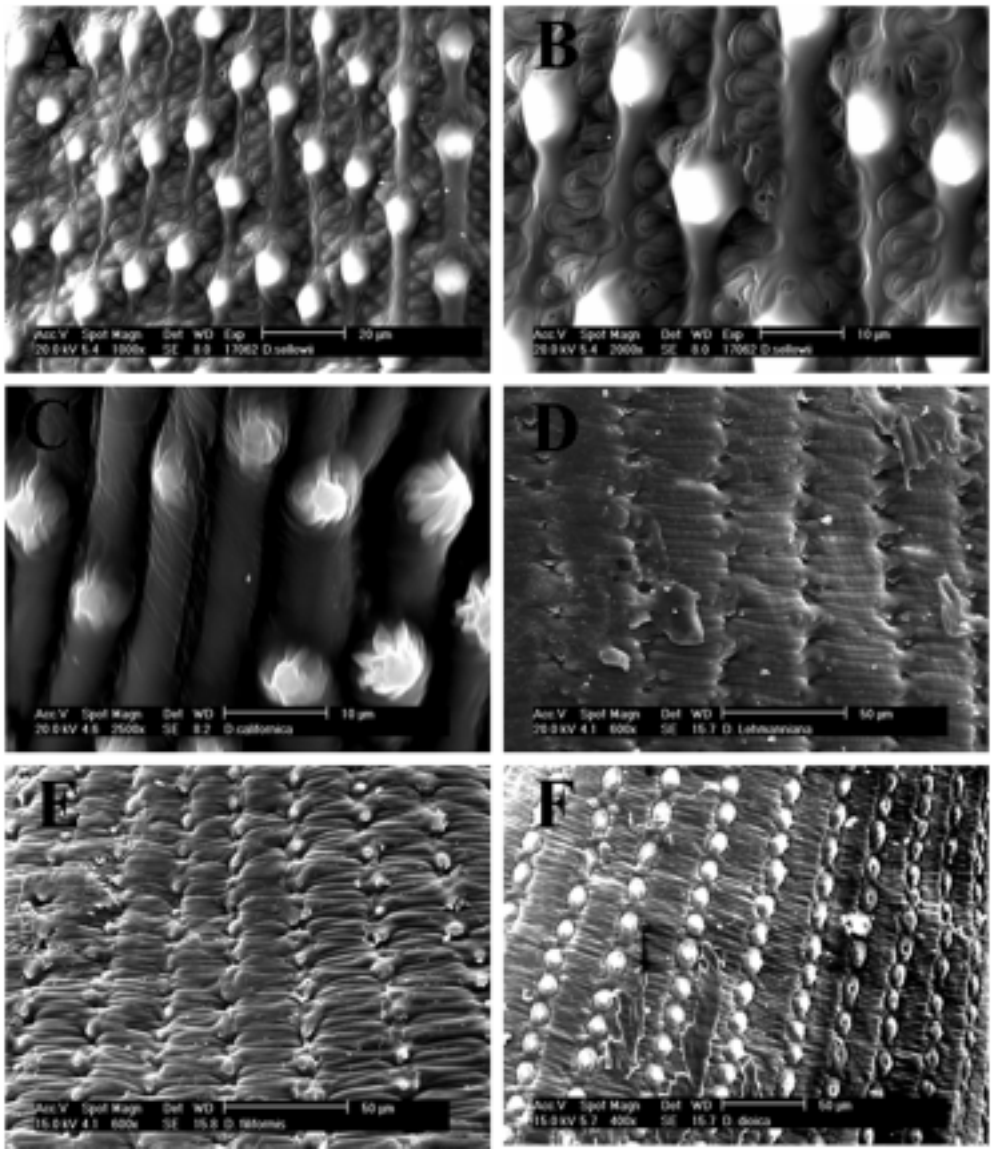

Fig. 15. Vistas de las papilas y las células epidérmicas de la lema superior en diferentes especies de *Digitaria*. A y B. *Digitaria insularis* (L.) Fedde (*Giraldo-Cañas 3296*, COL). C. *Digitaria californica* (Benth.) Henrard (*García-Barriga 14185*, COL). D. *Digitaria lehmanniana* Henrard (*Fuentes & Amaya 764*, COL). E. *Digitaria filiformis* (L.) Koeler (*Stevenson 653*, COL). F. *Digitaria dioica* Killeen & Rúgolo (*Giraldo-Cañas 2506*, COAH).

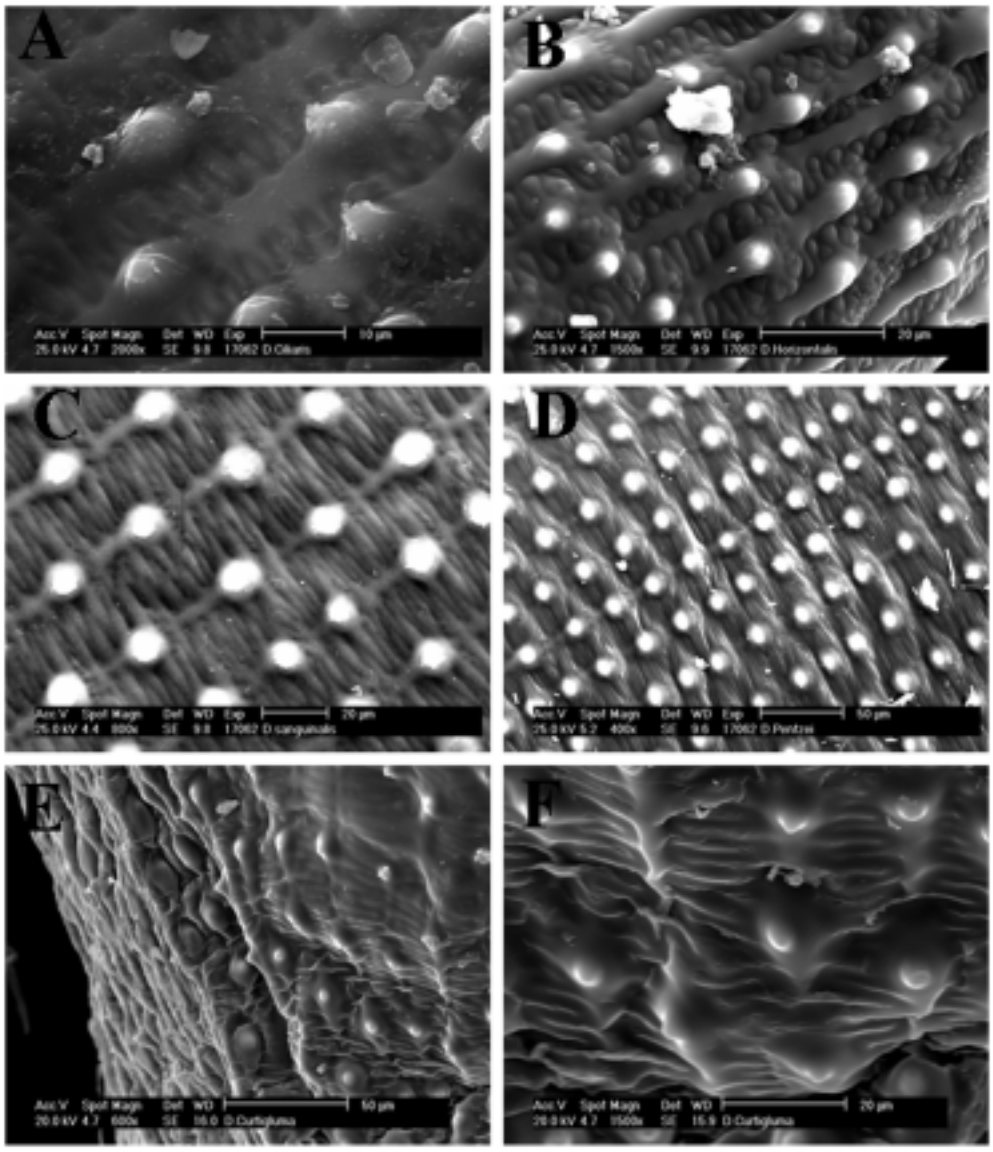

Fig. 16. Vistas de las papilas y las células epidérmicas de la lema superior en diferentes especies de *Digitaria*. A. *Digitaria ciliaris* (Retz.) Koeler (*Giraldo-Cañas 3294*, COL). B. *Digitaria horizontalis* Willd. (*Fernández-Alonso 6886*, COL). C. *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop (*Martínez & Martínez 45*, COL). D. *Digitaria eriantha* Steud. (*Dugand 5900*, COL). E y F. *Digitaria andicola* Giraldo-Cañas (*Giraldo-Cañas 3319*, COL).

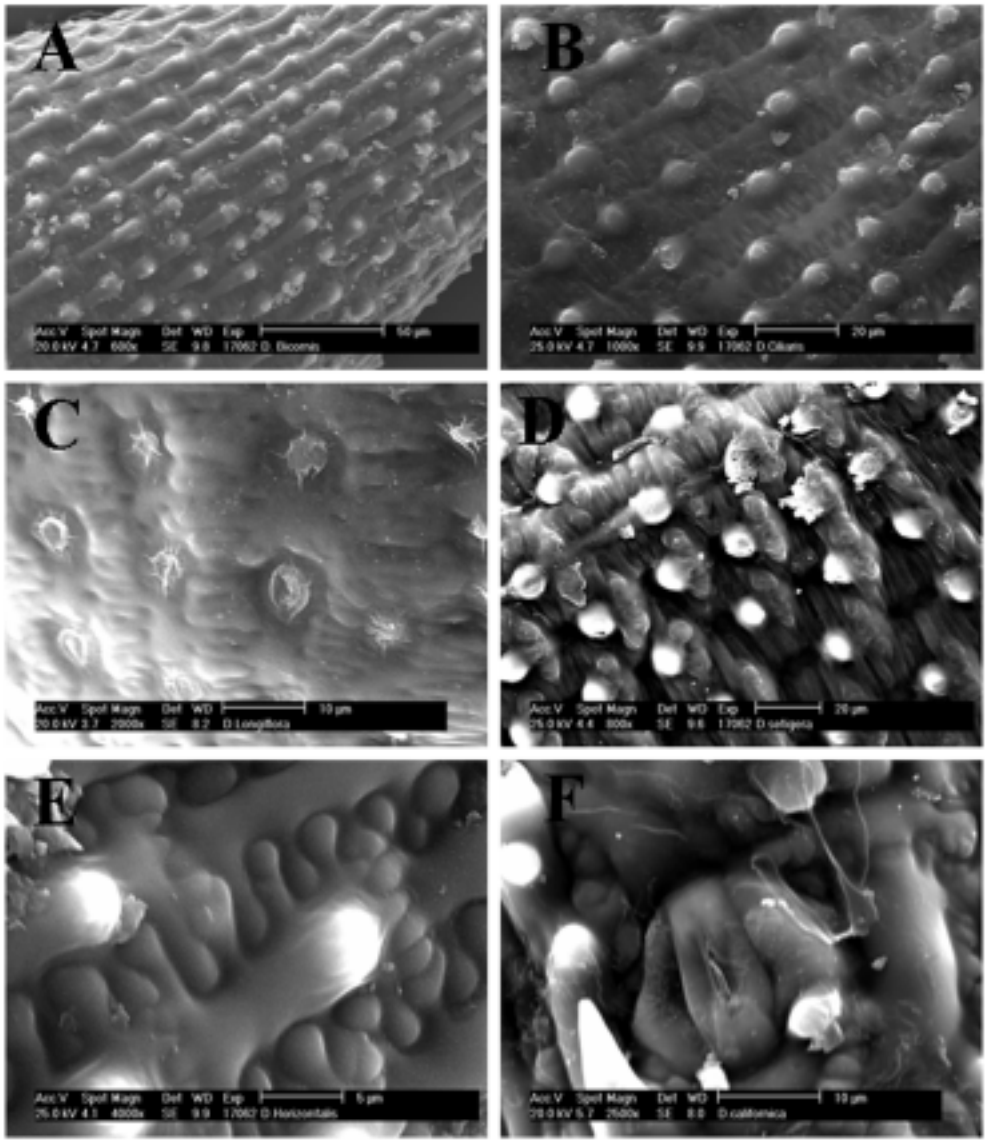

Fig. 17. Vistas de las papilas, de las células epidérmicas y de un aparato estomático de la lema superior en diferentes especies de *Digitaria*. A. *Digitaria bicornis* (Lam.) Roem. & Schult. (*Giraldo-Cañas 3303*, COL). B. *Digitaria ciliaris* (Retz.) Koeler (*Giraldo-Cañas 3294*, COL). C. *Digitaria longiflora* (Retz.) Pers. (*Wood 4702*, COL). D. *Digitaria fuscescens* (J. Presl) Henrard (*Davidse & Llanos 5126*, COL). E. *Digitaria horizontalis* Willd. (*Fernández-Alonso 6886*, COL). F. *Digitaria californica* (Benth.) Henrard (*García-Barriga 14185*, COL).

Aparatos estomáticos. En todas las especies examinadas se observaron aparatos estomáticos en los antecios superiores, aunque éstos son muy escasos, los cuales se ubican principalmente en el extremo distal de la lema superior y éstos son paracíticos y superficiales o pueden estar ligeramente sobreelevados con relación a la epidermis (Figs. 10F, 17F). Las células subsidiarias son en forma de domo a subtriangulares, condición común entre las Panicoideae (véanse Ellis 1979, Giraldo-Cañas 2001b, 2003a). La presencia de aparatos estomáticos en el antecio superior es hallada con cierta frecuencia en otros géneros de la tribu Paniceae, aunque la mayoría de las especies de esta tribu no los presentan (Giraldo-Cañas 2002a, 2003a). Es así como varios investigadores observaron aparatos estomáticos en varios miembros de Paniceae: *Panicum* subgén. *Dichanthelium* (Clark & Gould 1975), *Eriochloa* Kunth (Shaw & Smeins 1981), *Ichnanthus* (Shaw & Webster 1983), *Panicum* grupo *Lorea* (Renvoize & Zuloaga 1984), *Ichnanthus grandifolius* (Döll) Zuloaga & Soderstrom, *Panicum aristellum* Döll, *Tatianyx arnacites* (Trin.) Zuloaga & Soderstrom (Zuloaga & Soderstrom 1985), *Acroceras zizanioides* (Kunth) Dandy (Zuloaga *et al*. 1987), *Panicum* sect. *Stolonifera* (Zuloaga & Sendulsky 1988), *Panicum sabulorum* (Morrone & Zuloaga 1991b), *Panicum* sect. *Laxa* (Zuloaga *et al*. 1992) y en *Brachiaria* (Trin.) Griseb. y *Urochloa* P. Beauv. (Morrone & Zuloaga 1992).

Con respecto a la presencia de aparatos estomáticos en el antecio superior de las Paniceae, Shaw & Webster [1983, citando a Shaw & Gould (1979)] comentan que este carácter es más común en las Paniceae C_3. No obstante, *Digitaria* es un género C_4. La presencia de aparatos estomáticos en las lemas puede ser un carácter simplesiomórfico, toda vez que las lemas son homólogas a las hojas (Dr. L. E. Mora-Osejo, Universidad Nacional de Colombia, com. pers.).

CONCLUSIONES

Las características del ornamento son muy valiosas a nivel específico, pues permiten, en la mayoría de los casos, una delimitación de las especies, dada la amplia variación y combinación de caracteres. Es por esto que los caracteres micromorfológicos ofrecidos por las especies de *Digitaria*, pueden constituir una información muy valiosa a nivel filogenético. Por otra parte, se hace necesario estudiar todas las especies del género para así documentar y caracterizar toda la variación micromorfológica y anatómica, con lo que se podría establecer con mayor precisión qué caracteres podrían servir como "marcadores" filogenéticos en el género. También se hace necesario un estudio ontogenético para esclarecer la real naturaleza de los aguijones, los ganchos y los macropelos, para así determinar si corresponden realmente a estructuras diferentes o simplemente a trayectorias de desarrollo de una estructura en particular (véase Snow 1996).

De acuerdo con las características epidérmicas, tanto de la lema como de la pálea superiores, *Digitaria* presenta un «dermotipo panicoide» (Metcalfe 1960, Shaw & Smeins 1981, Thompson & Estes 1986, Zuloaga *et al*. 1989, Zuloaga & Morrone 1992, Filgueiras *et al*. 1993b, 2001, Giraldo-Cañas 2002a, 2003a), el que se caracteriza por presentar células largas rectangulares de paredes onduladas, presencia de micropelos bicelulares de paredes delgadas del tipo panicoide y cuerpos de sílice halteriformes (en mayor proporción), aunque éstos últimos no fueron observados en el antecio superior de ninguna de las 18 especies aquí examinadas. No obstante, algunos cuerpos de sílice halteriformes se observaron en las láminas foliares y en la gluma superior y la lema inferior de varias especies (véase Giraldo-Cañas 2002c).

Todas las estructuras micromorfológicas antes comentadas pueden acumular sílice (observaciones personales), excepto los micropelos bicelulares, en los que nunca se advirtió la presencia de sílice. Estas observaciones coinciden con lo expuesto por Snow (1996) y por Giraldo-Cañas (2002a, 2003a), quienes también resaltan para otros grupos de gramíneas que los micropelos no acumulan sílice.

Finalmente, se registró por primera vez para el género *Digitaria* la presencia de espiguillas trifloras, situación observada en las especies *Digitaria dioica* y *Digitaria nuda*. Asimismo, se adicionó un nuevo tipo de espiguillas trifloras para la tribu Paniceae, en la que la distribución de la sexualidad de las flores es la siguiente: flor inferior neutra, flor media estaminada y flor superior estaminada. Este último tipo de espiguillas trifloras se encontró en la especie *D. dioica*, mientras que en *D. nuda*, si bien se hallaron espiguillas trifloras, éstas corresponden a un tipo ya conocido para la tribu Paniceae (véase la Tabla 1).

AGRADECIMIENTOS

Quiero manifestar mi profundo reconocimiento al Instituto de Ciencias Naturales y a la Universidad Nacional de Colombia por todas las facilidades brindadas para la preparación de este trabajo. Este trabajo fue presentado en la "Third International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons and the Fourth International Symposium on Grass Systematics and Evolution", realizados en Ontario (California, EE.UU.) en abril de 2003. Dicha presentación fue posible gracias a los auspicios económicos de la Universidad Nacional de Colombia, del Comité Organizador de Monocots III/Grasses IV y del Jardín Botánico de Missouri (St. Louis, EE.UU.). Quiero manifestar mi profundo agradecimiento a los doctores J. F. Veldkamp (Nationaal Herbarium Nederland, Leiden) y S. Renvoize (Royal Botanic Gardens, Kew) por su valiosa colaboración y comentarios. Agradezco a los curadores de los herbarios COAH, COL, HUA, JAUM, MEDEL, MO, PSO, RSA y SI por los préstamos enviados o por su grata colaboración durante la visita a sus instalaciones. Esta contribución es derivada del proyecto "Estudios sistemáticos en gramíneas de Colombia: Parte I. Revisión de las especies del género *Digitaria* (Paniceae)", código 803674, financiado por la División de Investigación DIB de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá. A Ennio Gálvez, Elizabeth Cortés, Joel Ribas, Lorenza León y Francisco Uribe (INGEOMINAS, Bogotá) por la colaboración brindada con el servicio de microscopía electrónica de barrido. A los doctores F. Zuloaga (SI), O. Morrone (SI), L. Giussani (SI), S. Renvoize (K), S. Lægaard (AAU), Á. Idárraga (HUA), R. Ortiz-Gentry (MO), P. M. Peterson (US), J. F. Veldkamp (L), J. Palmer (CANB) y A. Van den Borre (CANB) por su valiosa colaboración y por el obsequio de valiosa bibliografía.

LITERATURA CITADA

ALISCIONI, S. & M. ARRIAGA. 1998. Estudio histofoliar comparado de las especies de los grupos *Virgata* y *Quadrifaria* del género *Paspalum* L. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Candollea 53: 333-348.

ARRIAGA, M. 1987. Interpretación del ornamento del antecio de *Eriochloa* (Poaceae). Bol. Soc. Argent. Bot. 25: 131-141.

CHASE, A. 1911. Notes on genera of Paniceae, IV. Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 103-160.

CIALDELLA, A. & A. VEGA. 1996. Estudios sobre la variación estructural de las espiguillas en géneros de la tribu Paniceae (Poaceae). Darwiniana 34: 173-182.

CIALDELLA, A., O. MORRONE & F. ZULOAGA. 1995. Revisión de las especies del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae:

Paniceae), grupo *Bonplandiana*. Darwiniana 33: 67-95.

CLARK, C. & F. GOULD. 1975. Some epidermal characteristics of paleas of *Dichantelium*, *Panicum*, and *Echinochloa*. Amer. J. Bot. 62: 743-748.

CLAYTON, W. & S. RENVOIZE. 1986. Genera Graminum: Grasses of the world. Kew Bull., Additional series 13: 1-389.

CLIFFORD, H. 1987. Spikelet and floral morphology. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass Systematics and Evolution*: 21-30. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

COCUCCI, A. 1980. Precisiones sobre la terminología sexológica aplicada a angiospermas. Bol. Soc. Argent. Bot. 19: 75-81.

COCUCCI, A. & A. ANTON. 1988. The grass flower: suggestions on its origin and evolution. Flora 181: 353-362.

CONNOR, H. 1981. Evolution of reproductive systems in the Gramineae. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 48-74.

CONNOR, H. 1987. Reproductive biology in the grasses. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass Systematics and Evolution*: 117-132. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

CONNOR, H., A. ANTON & M. ASTEGIANO. 2000. Dioecism in grasses in Argentina. En: S. Jacobs & J. Everet (eds.), *Grasses: Systematics and Evolution*: 287-293. CSIRO, Melbourne.

COSTEA, M. & F. TARDIF. 2002. Taxonomic of the most common weedy European *Echinochloa* species (Poaceae: Panicoideae) with special emphasis on characters of the lemma and caryopsis. Sida 20: 525-548.

DAVIDSE, G. & F. ZULOAGA. 1992. Two new species of *Paspalum* (Poaceae: Paniceae) from Venezuela and Colombia. Novon 2: 193-197.

DÁVILA, P. & L. CLARK. 1990. Scanning electron microscopy survey of leaf epidermis of *Sorghastrum* (Poaceae: Andropogoneae). Amer. J. Bot. 77: 499-511.

DUVALL, M., J. NOLL & A. MINN. 2001. Phylogenetics of Paniceae (Poaceae). Amer. J. Bot. 88: 1988-1992.

ELLIS, R. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. Bothalia 12: 641-671.

FILGUEIRAS, T., G. DAVIDSE & F. ZULOAGA. 1993a. *Ophiochloa*, a new endemic serpentine grass genus (Poaceae: Paniceae) from the Brazilian Cerrado vegetation. Novon 3: 360-366.

FILGUEIRAS, T., O. MORRONE & F. ZULOAGA. 1993b. A new species of *Streptostachys* (Poaceae: Paniceae) from Brazil. Novon 3: 252-257.

FILGUEIRAS, T., G. DAVIDSE, F. ZULOAGA & O. MORRONE. 2001. The establishment of the new genus *Altoparadisium* and a reevaluation of *Arthropogon* (Poaceae, Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 88: 351-372.

FONT QUER, P. 1993. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, S. A., Barcelona.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2000. Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Revista Acad. Colomb. Cienc. 24 (91): 183-191.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2001a. Sinopsis de la sección *Cabrera* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Revista Acad. Colomb. Cienc. 25 (95): 207-223.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2001b. Estudios micromorfológicos y anatómicos en el género neotropical *Axonopus* (Poaceae: Paniceae). I. Epidermis foliar. Caldasia 23 (1): 119-133.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2002a. Estudios micromorfológicos y anatómicos en el género neotropical *Axonopus* (Poaceae: Paniceae). II. Antecio superior. Caldasia 24 (2): 293-316.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2002b. Las especies de la sect. *Lappagopsis* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Revista Acad. Colomb. Cienc. 26 (98): 13-23.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2002c. Una nueva especie de *Digitaria* sect. *Clavipilae* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de Colombia Caldasia 24 (2): 367-377.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2003a. *Revisión de las especies del género neotropical* Axonopus *P. Beauv. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), serie* Barbigeri G. A. Black. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires (Argentina).

GIRALDO-CAÑAS, D. 2003b. Novedades taxonómicas y corológicas en la tribu Paniceae (Poaceae: Panicoideae) para Colombia: *Digitaria* y *Panicum*. Caldasia 25 (2): 209-227.

GUISSANI, L., J. COTA-SÁNCHEZ, F. ZULOAGA & E. KELLOGG. 2001. A molecular phylogeny of the grass subfamily Panicoideae (Poaceae) shows multiple origins of C_4 photosynthesis. Amer. J. Bot. 88: 1993-2012.

HSU, C. 1965. The classification of *Panicum* (Gramineae) and its allies, with special reference to the characters of lodicule, stylebase and lemma. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo 9: 43-150.

JOHNSTON, C. & L. WATSON. 1981. Germination flaps in grass lemmas. Phytomorphology 31: 78-85.

KELLOGG, E. & C. CAMPBELL. 1987. Phylogenetic analyses of the Gramineae. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 310-322. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.

KILLEEN, T. & Z. RÚGOLO DE AGRASAR. 1992. Taxonomy and reproductive biology of *Digitaria dioica* and *D. neesiana* (Gramineae: Paniceae). Syst. Bot. 17: 594-606.

MCCLURE, F. & T. SODERSTROM. 1972. The agrostological term Anthecium. Taxon 21: 153-154.

METCALFE, C. 1960. *Anatomy of monocotyledons. I. Gramineae*. Clarendon Press, Oxford.

MORRONE, O. & F. ZULOAGA. 1989. Sobre la posición sistemática de *Brachiaria glabrinodis* (Poaceae: Paniceae). Darwiniana 29: 261-268.

MORRONE, O. & F. ZULOAGA. 1991a. Revisión del género *Streptostachys* (Poaceae-Panicoideae), su posición sistemática dentro de la tribu Paniceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 78: 359-376.

MORRONE, O. & F. ZULOAGA. 1991b. Estudios morfológicos en el subgénero *Dichanthelium* de *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), con especial referencia a *Panicum sabulorum*. Ann. Missouri Bot. Gard. 78: 915-927.

MORRONE, O. & F. ZULOAGA. 1992. Revisión de las especies sudamericanas de los géneros *Brachiaria* y *Urochloa* (Poaceae: Panocoideae: Paniceae). Darwiniana 31: 43-109.

MORRONE, O., T. FILGUEIRAS, F. ZULOAGA & J. DUBCOVSKY. 1993. Revision of *Anthaenantiopsis* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Syst. Bot. 18: 434-453.

MORRONE, O., A. VEGA & F. ZULOAGA. 1996. Revisión de las especies del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), grupo *Dissecta* (s. str.). Candollea 51: 103-138.

MORRONE, O., F. ZULOAGA, M. ARRIAGA, R. POZNER & S. ALISCIONI. 1998. Revisión sistemática y análisis cladístico del género *Chaetium* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 85: 404-424.

NICORA, E. & Z. RÚGOLO DE AGRASAR. 1987. *Los géneros de gramíneas de América austral*. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires.

PALACIOS, R. 1968. Variaciones en la estructura de las espiguillas en algunas especies

argentinas de *Panicum*. Bol. Soc. Argent. Bot. 12: 38-43.

RENVOIZE, S. 1998. *Gramíneas de Bolivia*. Royal Bot. Gard., Kew.

RENVOIZE, S. & F. ZULOAGA. 1984. The genus *Panicum* group *Lorea* (Gramineae). Kew Bull. 39: 185-202.

RODRÍGUEZ, H., E. CAMACHO DE TORRES & L. GUEVARA. 2000. La sección *Parviflora* Rodríguez del génerp *Paspalum* L. (Gramineae) en Venezuela. Ernstia 10 (3): 117-143.

ROST, T. & D. SIMPER. 1975. The germination lid: A characteristic of the lemma in the Paniceae. Madroño 23: 68-72.

RUA, G. 1999. *Inflorescencias, bases teóricas para su análisis*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.

RÚGOLO DE AGRASAR, Z. 1974. Las especies del género *Digitaria* (Gramineae) de la Argentina. Darwiniana 19: 65-166.

RÚGOLO DE AGRASAR, Z. & E. NICORA. 1993. *Paspalum verrucosum* y *Eriochloa grandiflora* (Gramineae, Paniceae), nuevas citas para la Argentina. Hickenia 2 (22): 99-103.

SHAW, R. & F. SMEINS. 1979. Epidermal characteristics of the callus in *Eriochloa* (Poaceae). Amer. J. Bot. 66: 907-913.

SHAW, R. & F. SMEINS. 1981. Some anatomical and morphological characteristics of North American species of *Eriochloa* (Poaceae: Paniceae). Bot. Gazette 142: 534-544.

SHAW, R. & R. WEBSTER. 1983. Characteristics of the upper anthecia of *Ichnanthus* (Poaceae: Paniceae). Bot. Gazette 144: 363-370.

SNOW, N. 1996. The phylogenetic utility of lemmatal micromorphology in *Leptochloa* s.l. and related genera in subtribe Eleusininae (Poaceae, Chloridoideae, Eragrostideae). Ann. Missouri Bot. Gard. 83: 504-529.

THOMPSON, R. & J. ESTES. 1986. Anthecial and foliar micromorphology and foliar anatomy of *Brachiaria*. Amer. J. Bot. 73: 398-408.

THORNE, R. 1992. Classification and geography of the flowering plants. The Botanical Review 58: 225-348.

VEGA, A. 1996. Biología reproductiva de *Panicum spathelosum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Darwiniana 34: 199-211.

VEGA, A. & Z. RÚGOLO DE AGRASAR. 2002a. Novedades taxonómicas y sinopsis del género *Digitaria* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) en Bolivia. Darwiniana 40: 171-190.

VEGA, A. & Z. RÚGOLO DE AGRASAR. 2002b. *Digitaria killeenii* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), a new species from Bolivia. Syst. Bot. 27: 252-256.

VEGETTI, A. & J. PENSIERO. 1993. Tipología de la inflorescencia de *Panicum* sección *Panicum* (Poaceae: Paniceae). Bol. Soc. Argent. Bot. 29: 7-10.

VELDKAMP, J. 1973. A revision of *Digitaria* Haller (Gramineae) in Malesia. Blumea 21: 1-80.

WATSON, L. & M. DALLWITZ. 1992. *The grass genera of the world*. CAB International, Wallingford.

WEBSTER, R. 1983. A revision of the genus *Digitaria* Haller (Paniceae: Poaceae) in Australia. Brunonia 6: 131-216.

WEBSTER, R. 1988. Genera of the North American Paniceae (Poaceae: Panicoideae). Syst. Bot. 13: 576-609.

WEBSTER, R. 1992. Character significance and generic similarities in the Paniceae (Poaceae: Panicoideae). Sida 15: 185-213.

WEBSTER, R. & S. HATCH. 1990. Taxonomy of *Digitaria* section *Aequiglumae* (Poaceae: Paniceae). Sida 14: 145-167.

ZUCOL, A. 1996. Microfitolitos de las Poaceae argentinas: I. Microfitolitos foliares de algunas especies del género *Stipa* (Stipeae: Arundinoideae) de la provincia de Entre Ríos. Darwiniana 34: 151-172.

ZUCOL, A. 1998. Microfitolitos de las Poaceae argentinas: II. Microfitolitos foliares de algunas especies del género *Panicum* (Poaceae, Paniceae) de la provincia de Entre Ríos. Darwiniana 36: 29-50.

ZUCOL, A. 2000. Fitolitos de Poaceae de Argentina. III. Fitolitos foliares de especies del género *Paspalum* (Paniceae) en la provincia de Entre Ríos. Darwiniana 38: 11-32.

ZULOAGA, F. 1985. El género *Panicum* (L.) sección *Parviglumia*. Darwiniana 26: 353-369.

ZULOAGA, F. 1987a. Systematics of New World species of *Panicum* (Poaceae: Paniceae). En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 287-306. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.

ZULOAGA, F. 1987b. A revision of *Panicum* subgenus *Panicum* section *Rudgeana* (Poaceae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 74: 463-478.

ZULOAGA, F., R. ELLIS & O. MORRONE. 1992. A revision of *Panicum* subgenus *Phanopyrum* sect. *Laxa* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 79: 770-818.

ZULOAGA, F. & O. MORRONE. 1992. *Panicum mystasipum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), una nueva especie para el Brasil. Iheringia, Sér. Bot. 42: 13-23.

ZULOAGA, F. & O. MORRONE. 1996. Revisión de las especies americanas de *Panicum* sección *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 83: 200-280.

ZULOAGA, F., O. MORRONE & J. DUBCOVSKY. 1989. Exomorphological, anatomical, and cytological studies in *Panicum validum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): Its systematic position within the genus. Syst. Bot. 14: 220-230.

ZULOAGA, F., O. MORRONE & T. KILLEEN. 1993. *Gerritea*, a new genus of Paniceae (Poaceae: Panicoideae) from South America. Novon 3: 213-219.

ZULOAGA, F., O. MORRONE, Z. RÚGOLO DE AGRASAR, A. ANTON, M. ARRIAGA & A. CIALDELLA. 1994. Gramineae V. En: R. Spichiger & L. Ramella (eds.), Flora del Paraguay 23: 1-327.

ZULOAGA, F., O. MORRONE & A. SÁENZ. 1987. Estudio exomorfológico e histofoliar de las especies americanas del género *Acroceras* (Poaceae: Paniceae). Darwiniana 28: 191-217.

ZULOAGA, F., O. MORRONE, A. VEGA & L. GIUSSANI. 1998. Revisión y análisis cladístico de *Steinchisma* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 85: 631-656.

ZULOAGA, F., A. SÁENZ & O. MORRONE. 1986. El género *Panicum* (Poaceae: Paniceae) sect. *Cordovensia*. Darwiniana 27: 403-429.

ZULOAGA, F. & T. SENDULSKY. 1988. A revision of *Panicum* subgenus *Phanopyrum* section *Stolonifera* (Poaceae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 420-455.

ZULOAGA, F. & T. SODERSTROM. 1985. Classification of the outline species of New World *Panicum* (Poaceae: Paniceae). Smithsonian Contr. Bot. 59: 1-63.

Recibido: 19/08/2003
Aceptado: 30/11/2003

Anexo 1. Lista del material estudiado del género *Digitaria*.

***Digitaria* sect. *Calvulae* (Stapf) Henrard**

1. *Digitaria dioica* Killeen & Rúgolo
BOLIVIA. Santa Cruz: *Killeen 1192* (MO, SI). **COLOMBIA. Guaviare**: *Giraldo-Cañas & López 2506* (COAH, COL, SI). **Meta**: *García 4958-A* (COL), *Jaramillo Mejía & Hernández 2149* (COL). **Vichada**: *Córdoba et al. 1497* (COAH, COL), *Córdoba et al. 1511* (COL), *Daniel A-8* (COL), *Davidse & Llanos 5240* (COL), *Hermann 11091* (COL).

Digitaria* sect. *Digitaria

2. *Digitaria bicornis* (Lam.) Roem. & Schult.
COLOMBIA. Antioquia: *Betancur et al. 265, 267, 282* (HUA), *Betancur et al. 300* (COL, HUA, MO), *Callejas et al. 3471* (HUA), *Giraldo-Cañas et al. 3303* (COL, HUA), *Pohl 15595* (HUA). **Arauca**: *Forero & Betancur 67, 85* (COAH), *Giraldo-Cañas et al. 3502, 3515* (COL). **Atlántico**: *Dugand & García-Barriga 2358* (COL), *Dugand 5072, 5871, 6070, 7118* (COL), *Pinto 717* (COL). **Bolívar**: *Dugand & Jaramillo 2873* (COL), *Wood 4658* (COL), *Flórez et al. 27* (COL), *Killip & Smith 14190* (COL). **Caldas**: *Idrobo 4333* (COL). **Casanare**: *Wood 3828* (COL). **Chocó**: *Fuchs et al. 22148* (COL). **Córdoba**: *Anderson 1909* (COL). **Cundinamarca**: *Fernández & Jaramillo 5214* (COL), *Saravia 4626* (COL). **Guaviare**: *Giraldo-Cañas & López 2572* (COAH, SI). **La Guajira**: *Bunch et al. 285* (HUA), *Saravia 2368* (COL). **Magdalena**: *de López 414* (COL), *Romero-Castañeda 8903, 10358, 10535* (COL), *Schnetter 51* (COL). **San Andrés, Providencia y Santa Catalina**: *Idrobo 11600* (COL). **Santander**: *Fassett 25304* (COL), *Saravia 777* (COL), *Saravia et al. 976* (COL). **Sucre**: *Bernal 148* (COL), *Betancur & Berrío 1987* (COL, HUA). **Tolima**: *Montealegre s.n.* (COL), *Osorrio et al. 166* (COL). **Valle del Cauca**: *Idrobo 4212* (COL), *Saravia 1501* (COL). **Vichada**: *Giraldo-Cañas & Parra 3623, 3642, 3647* (COL). **GUINEA PORTUGUESA. S. Domingos**: *Alves Pereira 3130* (COL). **MACAU. Ilha da Taipa**: *Soares 504* (COL). **VENEZUELA. Sucre**: *Davidse 5022* (COL).

3. *Digitaria ciliaris* (Retz.) Koeler
BRASIL. Rio de Janeiro: *Castellanos 3192* (COL). **Santa Catarina**: *Castellanos 3543* (COL). **São Paulo**: *Davidse et al. 10947* (COL). **COLOMBIA. Amazonas**: *Giraldo-Cañas et al. 2720* (COAH, COL, HUA, SI). **Antioquia**: *Archer 504* (COL), *Betancur et al. 291, 311* (COL, HUA, MO), *Blackman et al. 17C-283* (COL), *Callejas 503* (COL, HUA), *de Fraume et al. 958* (COL), *Giraldo-Cañas 985* (HUA), *Giraldo-Cañas et al. 3292* (COL), *Giraldo-Cañas et al. 3294* (CAUP, COL, HUA), *Pohl et al. 15411* (HUA), *Pohl & Betancur 15548* (HUA). **Bolívar**: *Espina 522* (COL). **Boyacá**: *Betancur et al. 9010* (COL). **Caquetá**: *Eden 48* (COL). **Córdoba**: *Anderson 1819* (COL), *Idrobo & Cleef 6606* (COL), *Lozano 23* (COL). **Cundinamarca**: *Morales et al. 697* (COL). **Guaviare**: *César 16* (COAH). **Huila**: *Wood 4053* (COL). **Magdalena**: *Smith 180* (COL), *Smith s.n.* (COL). **Meta**: *Zuloaga 3948* (COL, SI). **Nariño**: *Ramírez 1413* (COL, PSO), *Saravia & Jaramillo 1893* (COL). **Santander**: *Torres & Pinto 2823* (COL), *Saravia et al. 986* (COL), *Wiedmam 2, 6* (COL). **Sucre**: *Realpe 124* (HUA). **Tolima**: *Osorio et al. 268* (COL), *Russi 55* (COL). **ECUADOR. Guayas**: *Valverde 169* (COL). **GUATEMALA. Izabal**: *Le Doux et al. 2128* (COL). **GUAYANA FRANCESA. Cayena**: *Hoock 837, 838, 839, 840, 842* (COL). **Kourou**: *Hoock 846, 1504* (COL). **HAWAI. Oahu**: *Weber s.n.* (COL). **JAMAICA. St. Elizabeth Parish**: *Fosberg 42886* (COL). **MACAU. Ilha de Coloane**: *Soares 3* (COL). **PANAMÁ. Colón**: *Nee 6799* (COL).

4. *Digitaria eriantha* Steud.
COLOMBIA. Antioquia: *Franco s.n.* (HUA: 3501), *Pohl 15433* (HUA, MO). **Atlántico**: *Dugand 5900* (COL). **Córdoba**: *Lozano 19* (COL). **Cundinamarca**: *Idrobo 4647* (COL), *Wood 3852* (COL). **Magdalena**: *Torrijos & Martínez 142* (COL). **Meta**: *Lægaard & Mayorga 17617* (COL). **Santander**: *Wood 5058* (COL).

5. *Digitaria horizontalis* Willd.
BRASIL. Guanabara: *Lanna & Castellanos 630* (COL). **COLOMBIA. Amazonas**: *Duque-Jaramillo 2066* (COL), *Idrobo 8901* (COL), *Sastre & Reichel 5084* (COL). **Atlántico**: *Dugand 5878* (COL). **Bolívar**: *Pinto 711, 714* (COL). **Caldas**: *Soejarto 3896* (HUA). **Casanare**: *Cuatrecasas & García-Barriga 3887* (COL), *Ortiz 266* (COL). **Cundinamarca**: *Wood 3589* (COL). **Guaviare**: *César 19* (COAH). **Huila**: *Fernández & Morales 6886* (COL). **Magdalena**: *Lindig 1126* (COL), *Torrijos & Martínez 27* (COL). **Meta**: *Pinto 279* (COL). **Nariño**: *Triana s.n.* (COL). **Tolima**: *Barreneche 16* (COL), *Jeffery 1* (COL), *Álvarez 11, 19* (COL), *Montealegre s.n.* (COL), *Osorio et al. 296* (COL). **Valle del Cauca**: *Idrobo 4241* (COL), *Páez 7* (COL), *Ramírez 11* (COL). **Vaupés**: *García-Barriga 14903* (COL), *Schultes & Cabrera 17385* (COL). **Vichada**: *Cabrera 1686* (COL). **GUAYANA FRANCESA. Cayena**: *Hoock 774* (COL). **Maroni**: *Hoock 781* (COL). **GUYANA. Essequibo**: *Hoock 763, 1442* (COL). **SURINAME**. *Wessels Boer 898* (COL). **VENEZUELA. Falcon**: *Garofalo 858* (COL).

6. *Digitaria nuda* Schumach.
BOLIVIA. Santa Cruz: *Nee 37652* (MO). **BRASIL. Goiás**: *Pires & Santos 16275* (MO). **COLOMBIA. Valle del Cauca**: *Echeverry 2551* (COL). **PARAGUAY**. *Lurvey 276* (MO).

7. *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.
COLOMBIA. Caquetá: *Sneidern 1056* (COL). **Cauca**: *García-Barriga 4380* (COL). **Cundinamarca**: *Archer 3315* (COL). **Magdalena**: *Cuatrecasas & Romero 24396* (COL). **Nariño**: *López & de la Rosa 57-F* (COL), *Martínez & Martínez 45* (COL). **Santander**: *Fassett 25497* (COL). **PORTUGAL. Sertã**: *Correia 27* (COL). **ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA. Florida**: *Norris 645* (COL).

8. *Digitaria setigera* Roth
COLOMBIA. Antioquia: *Betancur et al. 257, 347, 355, 359* (COL, HUA, MO), *Callejas et al. 5077* (COL, HUA, MO), *Fonnegra et al. 1941, 2152* (HUA, MO), *Fonnegra et al. 2476* (HUA, MO, SI). **Quindío**: *Agudelo et al. 4159* (COL). **San Andrés, Providencia y Santa Catalina**: *Wood 4723* (COL). **HAWAI. Oahu**: *Weber s.n.* (COL). **TAIWAN. Chiayi**: *Kao 5568* (COL).

***Digitaria* sect. *Ischaemum* Ohwi**

9. *Digitaria fuscescens* (J. Presl) Henrard
COLOMBIA. Amazonas: *Fernández-Pérez 20063* (COL). **Meta**: *Serna Isaza 738* (COAH). **Vichada**: *Davidse & Llanos 5126* (COL). **GUYANA. Rupununi**: *Maas et al. 7665* (COL). **PERÚ**. *Haenke s.n.* (MO). **VENEZUELA. Amazonas**: *Huber & Davidse 1743* (COL).

10. *Digitaria longiflora* (Retz.) Pers.
BRASIL. Mato Grosso: *Allem & Vieira 1699* (MO). **Pará**: *Guedes 116* (MO). **COLOMBIA. Cesar**: *Wood 4702, 4988* (COL). **COSTA RICA. Limón**: *Davidse & Herrera 30859* (MO). **PERÚ**. *Haenke s.n.* (MO). **THAILANDIA. Chamburi**: *Smitinand 5759* (COL). **Khawnkaen**: *Smitinand 5837* (COL).

11. *Digitaria violascens* Link
BRASIL. Rio de Janeiro: *Castellanos 22681* (COL); *Davidse et al. 11418* (COL). **COLOMBIA. Antioquia**: *Giraldo-Cañas et al. 3299, 3617, 3433* (COL), *Pohl 15451* (COL, HUA, MO), *Pohl & Betancur 15480, 15519, 15526* (HUA), *Pohl & Palacio 15577* (COL, HUA, MO). **Boyacá**: *Betancur et al. 9137* (COL). **Cauca**: *Ramírez 13737-B* (COL). **Cundinamarca**: *Fernández et al. 15920-B* (COL), *Giraldo-Cañas et al. 3728* (COL). **Huila**: *Wood 4052* (COL). **Meta**: *Giraldo-Cañas et al. 3350* (COAH, COL, HUA). **GUAYANA FRANCESA. Cayena**: *Hoock 157* (COL).

***Digitaria* sect. *Ternatae* Hack.**

12. *Digitaria andicola* Giraldo-Cañas
COLOMBIA. Boyacá: *Chols et al. 109* (COL), *Giraldo-Cañas et al. 3524, 3536* (COL), *Saravia 3949, 3960-B, 4299, 4365-B* (COL). **Cundinamarca**: *Fernández et al. 19183, 19188* (COL), *Giraldo-Cañas et al. 3319* (COL), *Groenendijk 1537* (COL), *Groenendijk & Rietman 1218* (COL), *Wood 3726* (COL). **Nariño**: *Ramírez 1564* (COL, PSO).

13. *Digitaria cardenasiana* Giraldo-Cañas
COLOMBIA. Boyacá: *Giraldo-Cañas et al. 3556* (COL), *Méndez & Becerra 262* (COL). **Meta**: *Blydenstein 955* (COL), *Hilton 9* (COL), *Rangel & Espina 1418* (COL). **Vichada**: *Davidse & Llanos 5145, 5372* (COL).

14. *Digitaria filiformis* (L.) Koeler
COLOMBIA. Magdalena: *Smith 180-B* (COL-253681; la recolección *Smith 180* corresponde a un isotipo de *D. adscendens* var. *rhachiseta* Henrard, pero está mezclado con una planta de *D. filiformis*, por lo que se procedió a asignarle a esta última el número *180-B*). **Meta**: *Stevenson 653* (COL). **HONDURAS. Francisco Morazán**: *Davidse & Pilz 31608* (MO). **MÉXICO. Jalisco**: *Palmer 502* (MO). **Oaxaca**: *Pringle 4942* (MO).

15. *Digitaria lehmanniana* Henrard
COLOMBIA. Meta: *Fuentes & Amaya 764* (COL, tres ejemplares).

***Digitaria* sect. *Trichachne* (Stapf) Henrard**

16. *Digitaria californica* (Benth.) Henrard
COLOMBIA. Boyacá: *Etter & Baptiste 691* (COL). **Cundinamarca**: *Forero & Garzón 238* (COL), *García 14185* (COL), *Pérez-Arbeláez 360* (COL), *Saravia 4581* (COL), *Wood 4859* (COL). **Huila**: *Figueroa & Calderón 95* (COL), *Figueroa & García 493* (COL), *Little Jr. 8973* (COL). **La Guajira**: *Bunch et al. 460* (HUA). **Norte de Santander**: *Carvajalino & Díaz 40* (COL). **Santander**: *Etter & Villa 612* (COL), *Etter et al. 691* (COL), *Fernández & Caballero 7214* (COL), *Saravia et al. 745, 876, 922* (COL). **Tolima**: *Alston 7697* (COL). **Valle del Cauca**: *Armbrecht s.n.* (HUA), *Saravia 1580* (COL). **VENEZUELA. Mérida**: *Tamayo 2284* (COL).

17. *Digitaria insularis* (L.) Fedde
BRASIL. Guanabara: *Castellanos 23941* (COL), *Strang 511* (COL). **Minas Gerais**: *Anderson et al. 37170-A* (COL). **COLOMBIA. Amazonas**: *Cárdenas & Matapí 7336* (COAH, COL), *Giraldo-Cañas et al. 2718* (COAH, COL, HUA, SI), *Sastre & Reichel 5085* (COL), *Schultes & Cabrera 17715*

(COL). **Amazonas-Caquetá**: *Battjes 103* (COAH). **Antioquia**: *Giraldo-Cañas et al. 3296* (CAUP, COL, HUA), *Archer 626* (COL), *Pohl 15589* (HUA). **Bolívar**: *Saravia & Johnson 4* (COL). **Caquetá**: *Vélez 308* (COAH). **Cauca**: *García 4489* (COL), *Ramírez 1128, 1496* (COL, PSO). **Cundinamarca**: *Duque-Jaramillo 3642* (COL), *Fernández & Jaramillo 5249, 6273* (COL), *Forero & Garzón 238-A* (COL), *García 12183* (COL), *Giraldo-Cañas et al. 3729* (COL), *Hernández s.n.* (COL), *Pérez-Arbeláez 2430* (COL), *Triana s.n.* (COL), *Wood 4861* (COL). **Huila**: *Becerra et al. 208* (COL), *Little Jr. 8974* (COL). **La Guajira**: *Marulanda & Betancur 2156* (COL, HUA), *Saravia 2103* (COL). **Magdalena**: *Dugand 5826* (COL), *Romero 2035* (COL), *Saravia 2950* (COL, UPTC), *Smith 193* (COL), *Torrijos & Martínez 198* (COL). **Meta**: *Sánchez 1114* (COL). **Nariño**: *Martínez & Martínez 22* (COL), *Ramírez 1065, 1111* (COL, PSO), *Saravia & Jaramillo 1858* (COL). **San Andrés, Providencia y Santa Catalina**: *Lowy & González 197* (COL), *Torres et al. 192, 296, 425* (COL). **Santander**: *Wood 3877, 5070* (COL). **Tolima**: *Alston 7694* (COL), *Cuatrecasas 10497* (COL), *Echeverry 992* (COL), *García 7526* (COL), *Lindig 1104-103* (COL). **Valle del Cauca**: *Bermúdez & Barkley 17-C-823* (COL), *Cuatrecasas 14500* (COL), *Duque-Jaramillo 4409* (COL), *García 3173, 6293* (COL), *Idrobo 4989* (COL), *Murphy 581* (COL), *Saravia 1439, 1726* (COL). **Vaupés**: *Schultes & Cabrera 17867* (COL). **ECUADOR. Imbabura**: *Holm-Nielsen & Jaramillo 28918* (COL). **GUAYANA FRANCESA**. *Hoock 508* (COL). **HAWAI. Oahu**: *Weber s.n.* (COL). **PERÚ. Amazonas**: *Barbour 4237* (COL). **VENEZUELA. Distrito Federal**: *Davidse 2287* (COL). **Mérida**: *De La Cabada s.n.* (COL). **Táchira**: *García-Barriga 13317* (COL).

18. *Digitaria similis* Beetle ex Gould
BRASIL. Minas Gerais: *Anderson et al. 37170-B* (COL). **COLOMBIA. Boyacá**: *Etter et al. 610* (COL). **Magdalena**: *Smith 200* (MO). **GUAYANA FRANCESA. Korou**: *Hoock 503* (COL).